АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVI

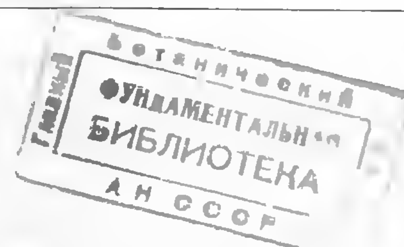
8

АВГУСТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1961 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1, Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»



К. И. Мейер

О ФИЛОГЕНИИ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CHLOROPHYCOPHYTA*)

С 1 рисунком

(Получено 5 I 1961)

Как показали исследования последних десятилетий, отдел зеленых водорослей — *Chlorophycophyta* (*Chlorophyceae*, *Chlorophyta*) — нельзя считать с филогенетической точки зрения единым целым, одной линией эволюционного развития.

Еще в 1928 г. В. В. Миллер в своем докладе на Всесоюзном съезде ботаников в Ленинграде высказал весьма интересную мысль о генетической неоднородности зеленых водорослей: «В группе *Chlorophyceae* — говорит он — существует среди *Volvocales*, *Protococcales* и *Ulothrichales* ряд форм, строение клеток которых по присутствию центрального хроматофора с пиреноидом и боковому положению ядра резко отличается от других представителей этой группы» (Миллер, 1928 : 156). На основании собственных исследований и анализа литературных данных Миллер считал все эти формы генетически связанными между собой и предлагал в пределах группы *Chlorophyceae* выделить особый ряд, для представителей которого характерно осевое, центральное в клетке положение хроматофора, большей частью массивного, с одним крупным пиреноидом, иногда разделенного по краям на лопасти. Ряд этот, представляющий, по мнению Миллера, самостоятельную филогенетическую линию, он назвал *Centroplastae*. Низшие представители его являются подвижными одноклеточными формами, высшие же — многоклеточными.

Соображения Миллера не нашли дальнейшей детальной разработки ни в исследованиях его самого, ни в работах других альгологов. Но в 1949 г. Н. Н. Воронихин и Е. В. Шляпина, очевидно под влиянием идей Миллера, в т. I «Жизни пресных вод» (стр. 430) в отделе «Водоросли» установили особый класс *Centroplastineae*, к которому отнесли «водоросли с центральным хроматофором, с одним центральным пиреноидом и эксцентрично расположенным ядром». Сюда они поместили роды: *Borodinella*, *Nautococcus*, *Apiococcus*, *Prasiola*, *Pleurococcus*.

К этому надо прибавить, что Ф. Е. Фритч (Fritsch, 1935, т. I : 220), которому работа Миллера, опубликованная в мало распространенном издании, осталась неизвестной, в своей альгологии при описании *Prasiolineae* говорил: «Формы с осевым и более или менее звездчатым хроматофором известны среди *Volvocales* и *Chlorococcales* и, возможно, что они принадлежат к особому, слабо развитому ряду, в котором *Prasiola* обнаруживает нитчатую и талломную дифференцировку».

Таким образом, идея филогенетической неоднородности зеленых водорослей «чувствовалась» вдумчивыми альгологами.

Критический просмотр морфологических особенностей различных типов водорослей, предпринятый мною (Мейер, 1951, 1952), обнаружил

полную справедливость соображений Миллера и, во-первых, показал, что формы с осевым центральным хроматофором существуют и среди других типов водорослей, а не только среди *Chlorophycophyta*, и, во-вторых, выявил определенную закономерность в эволюции строения клетки водорослей.

Так, анализ (Мейер, 1951) представителей типа *Xanthophyta* (*Heterocontae*) показал, что и здесь существуют два параллельных ряда форм, из которых один обладает осевыми хроматофорами, другой хроматофорами периферическими. При этом оба эти ряда обнаруживают одинаковые ступени морфологической дифференцировки — амебоидную, монадную, коккоидную.

Есть указания на то, что осевые хроматофоры встречаются и в типе *Chrysophycophyta*. Так, например, описанные А. А. Коршиковым колониальные хризомонады *Skadovskiella* и *Amphichrysis* обладают ясно выраженными осевыми хроматофорами. То же можно сказать и про *Pseudokephyrion conicum* Schiller. Далее, в типе *Pyrrophycophyta* встречаются осевые хроматофоры. Так, некоторые виды *Peridinium*, например *P. umbonatum*, имеют, по данным Л. Гейтлера, один сильно расчлененный осевой хроматофор. То же указывает В. Циммерманн для *Amphidinium* и М. Друп (M. Droop) для *Hemidinium ochraceum*. У багряных водорослей осевые хроматофоры встречаются довольно часто. Ими обладают все представители порядка *Bangiales*, а также некоторые формы из порядка *Nemalionales*. Наконец, у *Euglenophycophyta* «тоже встречаются осевые хроматофоры с явной тенденцией к периферии» (Попова, 1955).

Громадное большинство эвгленовых имеет периферические, постенные хроматофоры разнообразной формы. Но среди них есть несколько видов, обладающих осевыми, центрально расположенными хроматофорами. Таковы *Euglena viridis* Ehr., *Eu. geniculata* Duj, *Eu. tristella* Chu и *Ascoglena viridis* Pasch. Из них особенно интересна *Euglena viridis*. Хроматофор у нее, по описанию Т. Г. Поповой (1955 : 140—141), один, осевой, звездчатый с пиреноидом в центре, наружные концы лопастей хроматофора обыкновенно частью стелются под перипластом. При этом хроматофор не всегда имеет форму правильной звезды, а лучи его часто теряют связь с центрально лежащим пиреноидом и протягиваются по длине клетки в виде отдельных лент. У var. *olivacea* Klebs той же эвглены хроматофор обычно состоит из радиально или продольно расположенных лент, не связанных между собою в центре. То же и у f. *salina* Popova. Таким образом, здесь мы встречаемся с осевым хроматофором, обнаруживающим тенденцию перехода в периферический вследствие редукции центральной его части. С этой точки зрения интересна *Euglena oblonga* Schmitz, у которой многочисленные хроматофоры имеют форму вогнутых, радиально рассеченных пластинок с пиреноидом в каждой пластинке. Середина хроматофоров вместе с пиреноидами лежит на некотором расстоянии от поверхности тела, в то время как свободные концы их доходят до нее (там же : 145).

Что же касается до закономерности, которую удалось подметить в эволюции строения клетки водорослей, то закономерность эта заключается в том, что хроматофор, занимавший первоначально осевое положение в клетке, постепенно приобретает расположение в периферическом слое протоплазмы. Из осевого, центрального он становится постенным. Это перемещение хроматофора влечет за собой коренное изменение всего строения клетки. С биологической точки зрения такой ход понятен. Положение хроматофора в постенном слое плазмы, приближение его к поверхности клетки, дает преимущество в процессе фотосинтеза и всего газообмена. Кроме того, многочисленные мелкие вакуоли заменяются одной крупной центральной вакуолей, играющей важную роль в обмене клетки. Вместе с тем постенное расположение хроматофора дает гораздо больший простор для эволюции клетки в смысле увеличения ее размеров и усложнения формы. Например увеличение объема клетки влечет за собой только соответственное увеличение размера тонкой пластинки хроматофора или числа отдельных хроматофоров, в случае же осевого хроматофора при увеличении объема клетки для увеличения его поверхности требуется и усложнение его строения.

С этой точки зрения вполне понятно, что во всех типах водорослей, кроме синезеленых (которые не имеют настоящих хроматофоров), быстро совершается переход осевого хроматофора в постенный. Постенным хроматофором как более совершенным обладает громадное большинство форм, осевой же сохраняется у ничтожного числа их. Исключением являются лишь конъюгаты (*Conjugales*), — внутри этой богатой представителями группы эволюция клетки шла в ином направлении.

Сравнительно-морфологическое изучение зеленых водорослей позволяет нам составить представление об эволюции у них хроматофора. Для этого особенно удобны хламидомонады. В этой группе мы встречаемся с двумя типами осевых хроматофоров. Первый — тип *Chlamydomonas rotula* Playfair. Это — типичный осевой, центральный, звездчатый хроматофор, массивный, заполняющий всю клетку (см. рисунок). В центре его находится крупный пиреноид и от этой центральной части хроматофора отходят клиновидные отростки, расширяющиеся к периферии. Такими же хроматофорами обладают описанные Коршиковым *Carteria radiosa*, *C. pallida*, *C. stellata*. Второй тип — это так называемый H-образный хроматофор, имеющий в оптическом сечении форму буквы H. Он состоит из цилиндрической, правильнее боченковидной части, находящейся в постенном слое протоплазмы и толстой пластинки, лежащей в центре клетки и делящей полость цилиндрической части пополам. В этой пластинке помещается крупный пиреноид и ниже ее находится ядро (*2*). Такой тип хроматофора характерен для некоторых видов *Carteria* (subgen. *Pseudagloe*) и для *Ch.* subgen. *Agloe*.

Взаимоотношение этих двух типов хроматофоров неясно, т. е. не вполне решенным остается вопрос, который из них является более примитивным. Но, по-видимому, таковым и, следовательно, исходным следует считать тип хроматофора *Ch. rotula*, из которого уже развился H-образный хроматофор. Основание для этого дает нам строение хроматофора *Ch. stellata* Dill. (*3—5*). Эта хламидомонада обладает H-образным в оптическом разрезе (*3*) хроматофором, состоящим из периферической цилиндрической части и центральной пластинки, в которой лежит пиреноид. Но, как это видно на поперечном разрезе через середину клетки (*5*), цилиндрическая часть разделена на отдельные лопасти неглубокими вырезами. Поэтому хроматофор, рассматриваемый с поверхности, кажется состоящим из отдельных неправильно многоугольных пластинок (*4*). Можно себе представить, что такого рода хроматофор произошел из хроматофора *Ch. rotula* путем утолщения и превращения в пластинку его центральной, содержащей пиреноид части, утолщения и неполного срастания периферических отростков и редукции некоторых из них.

Дальнейшая эволюция в этом направлении, т. е. полное срастание периферических отростков в сплошной цилиндр, приведет к образованию типичного H-образного хроматофора.

Оба типа осевого хроматофора — звездчатый и H-образный — были источником, из которого развились постенные хроматофоры хламидомонад. В этом развитии значительную роль играли редукция и сращение отдельных его частей («элементарные процессы» В. Циммерманна).

Из типичного H-образного хроматофора путем редукции нижнего его отрезка мог получиться хроматофор *Ch. pteromonoides* Chodat (*6*, *7*). У этой хламидомонады, по данным Р. Шода, хроматофор — чашевидный,

доходящий почти до переднего конца клетки, с очень толстой основной частью, от которой отходят отдельные, клиновидные, расширяющиеся к периферии отростки. Они расходятся от центра клетки, занятого крупным пиреноидом. Сюда же можно отнести и *Ch. polydactyla* Chodat, у которой хроматофор также чашевидный, весьма колеблющийся в размерах (*8*, *9*). Основная часть его то представляет собою неглубокую чашку, то доходит до половины клетки и продолжается в узкие лентовидные отростки. Пиреноид лежит в основной части хроматофора, ядро — в передней половине клетки. Подобного же рода хроматофоры мы встречаем у *Ch. flosculariae* Korsch., *Ch. incerta* Pasch., *Ch. macropyrenoidosa* Skuja, *Ch. atactogama* Korsch., *Ch. angulosa* Dill. Все они обладают чашевидными хроматофорами с сильно утолщенным дном, в котором находится пиреноид.

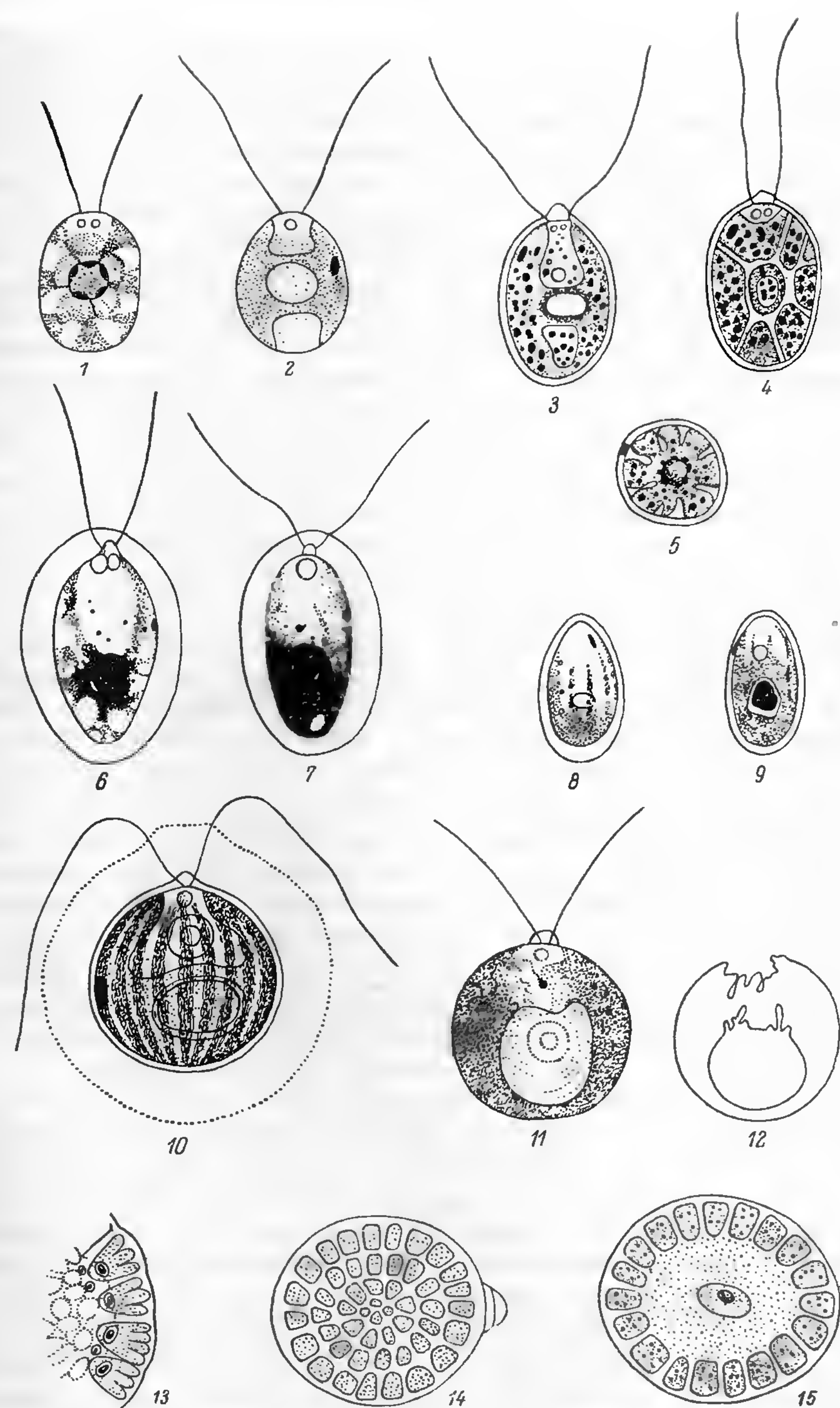
Дальнейшее утончение основной части описанного выше хроматофора и полное сращение его отдельных отростков приведет к тонкому чашевидному хроматофору, лежащему в постенном слое протоплазмы. Такой хроматофор характерен для большинства хламидомонад. Как на переход к нему можно смотреть на хроматофор описанной А. А. Коршиковым (1939) *Ch. parallelistriata* v. *okensis* Korsch. (*10*). Она обладает «хорошо развитым продольно-ребристым чашевидным хроматофором с большим пиреноидом в сильно утолщенном дне и большой стигмой в средней части клетки». Сильно утолщенное дно хроматофора указывает на происхождение его путем редукции из хроматофора Н-образного, а продольная ребристость — на образование из отдельных лент путем их срастания.

Весьма своеобразно устроен хроматофор *Chlamydomonas* (=*Chloromonas) inversa* Pasch. Он представляет собою полый шар (*11*, *12*), выстилающий всю клетку, кроме небольшого участка на вершине ее, где находятся жгутики, и сократительные вакуоли. Стенки этого шара весьма различной толщины: в нижней части они сравнительно тонки, в верхней, наоборот, очень толсты, так что полость шара спущена книзу. Можно допустить, что такой хроматофор возник из Н-образного благодаря тому, что поперечная пластинка его сильно утолстилась и сместилась кверху, почти до верхнего отверстия цилиндрической части хроматофора. Нижнее же отверстие закрылось сросшимися ее краями, в силу чего и возникло внутри хроматофора замкнутое пространство, в котором лежит ядро.

Так можно себе представить эволюцию Н-образного хроматофора, приведшую к образованию типичного постенного чашевидного хроматофора. Сам же Н-образный хроматофор развился, по-видимому, из осевого звездчатого хроматофора типа *Ch. rotula*. С другой стороны, этот последний мог путем редукции его центральной части дать начало многим мелким хроматофорам, какие мы, например, встречаем у *Carteria polychloris* Pasch. Каждый из них будет соответствовать отдельной лопасти звездчатого хроматофора, ставшей свободной вследствие полной редукции центральной его части, соединявшей их прежде.

Как видно из сказанного выше, у хламидомонад мы с достаточной полнотой можем проследить эволюцию хроматофора, выражающуюся в постепенном превращении массивного осевого хроматофора в тонкий пластинчатый, лежащий в постенном слое протоплазмы. Одновременно с эволюцией хроматофора идет эволюция всего строения клетки: из клетки, снабженной густой плазмой, заключающей в себе многие мелкие вакуоли, вырабатывается клетка с одной крупной центральной вакуолей, окруженной относительно тонким слоем протоплазмы. Тот же процесс мы можем, хотя и с меньшей ясностью, наблюдать у некоторых представителей пор. *Chlorococcales*.

Kentrosphaera Borzi, образующая крупные, овальные клетки, одетые более или менее толстой оболочкой, имеет осевой хроматофор с многочисленными, идущими к периферии лопастями. У близкой к ней *Scoti-*



Зеленые водоросли с хроматофорами различного типа.

1 — *Chlamydomonas rotula* Playfair; *2* — *Ch. pseudagloe* Pasch.; *3*—*5* — *Ch. stellata* Dill; *6*, *7* — *Ch. pteromonoides* Chodat; *8*, *9* — *Ch. polydactyla* Chodat; *10* — *Ch. parallelistriata* v. *okensis* Korsch.; *11*, *12* — *Ch. inversa* Pasch.; *13*, *14* — *Excentrosphaera*; *15* — *Follicularia* V. Miller.

nosphaera paradoxa Klebs хроматофор, согласно описанию Джемса (James, 1935), состоит из центральной массы, заключающей в себе один или несколько пиреноидов, и от этой центральной массы отходят к периферии клетки многочисленные отростки, где они образуют сплошной постенный слой. Следовательно, хроматофор у *Scotinosphaera* осевой, переходящий на периферии в постенный, и на него можно смотреть, как на первую ступень перехода осевого в постенный. Следующую ступень мы найдем у *Chlorochytrium* Cohn. У этой водоросли хроматофор, по данным Л. И. Курсанова и Н. М. Шемахановой (1924 : 135—136), построен таким образом: «От периферической части хроматофора, рассеченной на отдельные доли, к центру, главным образом в радиальном направлении, идут хроматофорные тяжи, несущие некоторое количество пиреноидов. Они анастомозируют друг с другом и доходят почти до самого центрального скопления протоплазмы с помещенным в ней ядром. В растущей вегетативной клетке эти тяжи, хотя ветвятся и анастомозируют, но развиты главным образом в радиальном направлении и отделены друг от друга крупными вакуолями. . .; в клетке же, закончившей свой рост и переходящей к размножению, внутренние тяжи получают значительно большее развитие и анастомозируют в довольно частую неправильную сеть, которая выполняет почти всю полость клетки, кроме самого центра, где лежит ядро».

Из этого описания можно сделать вывод, что *Chlorochytrium lemnae* обладает центральным хроматофором, находящимся в стадии перехода в постенный. Центральная часть редуцируется: она или может совершенно отсутствовать или сохраниться (См. также описание *Chlorochytrium* у Ф. Е. Фрича [Fritsch, 1935] и данные Б. М. Бристоль [Bristol, 1917, 1920]).

Дальнейшую редукцию центральной части хроматофора, выражающуюся в полном ее отсутствии, мы найдем у *Excentrosphaera* Moor и *Follicularia* V. Miller. *Excentrosphaera*, описанная Г. Муром в 1901 г., представляет собою крупную, более или менее овальную клетку, одетую толстой, нередко слоистой оболочкой, утолщенной на одном конце клетки (*13*, *14*). Как видно из описания Г. Мура (Moor, 1901) и его рисунков, многочисленные хроматофоры *Excentrosphaera* располагаются по периферии клетки сплошным слоем, тесно соприкасаясь друг с другом. Каждый хроматофор представляет собою довольно массивное тело, округломногоугольное с поверхности и квадратное в продольном разрезе с несколькими пиреноидами. Иногда хроматофоры располагаются в несколько слоев, так что почти вся клетка заполняется ими, за исключением небольшого пространства в центре, где находятся ядро и часть плазмы.

Follicularia, описанная В. В. Миллером (Miller) в 1924 г. — весьма оригинальная водоросль, имеющая вид шара, заключенного в прозрачный пузырь, возникающий из одевающей ее оболочки. Клетки *Follicularia* многоядерны и содержат многочисленные хроматофоры. Миллер так описывает их: «У взрослых клеток хроматофоры. . . . представляются при установке фокуса микроскопа на их наружную поверхность в виде полигональных участков, разграниченных друг от друга светлыми промежутками. Каждый участок, в свою очередь, разделен на более мелкие доли светлыми линиями. Пиреноид в каждом из таких участков обнаруживается при более глубокой установке фокуса. На оптическом сечении живых клеток и на поперечных микротомных срезах можно убедиться, что каждый участок хроматофора представляет из себя призму большей или меньшей высоты с закругленной обращенной внутрь вершиной, содержащей пиреноид, и распадающуюся в своей наружной части на вторичные более мелкие призматические участки» (*15*).

Как видно из приведенных выше описаний хроматофоров *Excentrosphaera* и *Follicularia*, у этих водорослей полностью редуцировалась центральная часть хроматофора и практически хроматофоры здесь являются постенными, и только их массивность указывает на происхождение из осевого хроматофора.

Высказанные выше соображения позволяют составить себе представление о филогении зеленых водорослей и построить систему этого отдела. Простейшими известными в настоящее время формами зеленых водорослей являются представители сем. *Chlamydomonadaceae*. Однако считать их родоначальниками всех *Chlorophycophyta* нет основания, так как они имеют сложное, специальное строение, даже в простейших своих формах, каковыми являются *Polyblepharidaceae*. Строение это, несомненно, связано с подвижным образом их жизни и особенностями питания. Начало зеленых водорослей должны были дать более простые организмы, до нас не дошедшие. Таковыми, по нашему представлению, были амебообразные формы, снабженные зеленым хроматофором. В этом вопросе мы вполне присоединяемся к мнению А. В. Топачевского (1953), считающего, что примитивной формой водорослей была не монадная, подвижная (флагеллатная), а амебообразная. За это говорит, во-первых, сложная структура подвижных представителей, возникшая, несомненно, в результате длительной эволюции каких-то много проще устроенных предков, и, во-вторых, существование амебообразных форм у *Heterocontae* и *Chrysophycophyta*.

Амебоидные предки зеленых водорослей дали начало подвижным одноклеточным формам типа хламидомонад с осевым хроматофором. Из этих хламидомонад описанным выше путем вышли хламидомонады с постенным хроматофором. Таким образом, среди зеленых водорослей наметились две линии эволюции, два класса: *Centroplastae* с осевым хроматофором и *Parietoplastae* с хроматофором постенным. Кроме того, сюда же надо отнести и конъюгат, составляющих особый, третий класс. Конъюгат мы коснемся позже. Разделение хламидомонад на две названные линии произошло очень рано. В дальнейшем обе они стали развиваться самостоятельно и параллельно друг другу, проходя одинаковые ступени морфологической дифференцировки, от монадной к пальмеллоидной и коккоидной, и далее к нитчатой и тканевой. «Постенная» линия получила мощное развитие, породив основную массу зеленых водорослей, «осевая» же не дала ничего сколько-либо значительного, «захудала».

Характерными чертами организации *Centroplastae* Миллер считает следующие: 1) центральный хроматофор, массивный или распадающийся на отдельные лопасти; 2) один крупный пиреноид в центре хроматофора; 3) эксцентрическое положение ядра в боковой вырезке хроматофора; 4) очень густая плазма; 5) вакуоли, если есть, то очень мелкие у периферии протопласта; 6) сохранение и даже умножение числа пульсирующих вакуолей. В соответствии с этим *Parietoplastae* можно характеризовать постенным хроматофором (или хроматофорами), тонким, в виде одной или нескольких пластинок, с одним или несколькими пиреноидами, более или менее центральным положением в клетке ядра у одноядерных форм и ядер в постенном слое плазмы у многоядерных, относительно тонким стенкоположным слоем протоплазмы и одной очень крупной центральной вакуолей.

Оба класса зеленых водорослей начинаются одноклеточными подвижными формами; до настоящего времени все они входили в состав пор. *Volvocales*, образуя сем. *Chlamydomonadaceae*. В соответствии со сказанным выше, из этого семейства надо выделить все формы с осевым хроматофором и образовать из них особый порядок, которому можно дать название *Centromonadales*. В него войдет: из рода *Carteria* подрод *Pseudagloe*. Он должен быть самостоятельным родом с видами: *P. micronucleata* Korsch., *P. crucifera* Korsch., *P. (Carteria) fornicata* Nygaard, *P. multifissa* Pascher, *P. radiosa* Korsch., *P. dissecta* Korsch., *P. pallida* Korsch., *P. stellata* Korsch. и, возможно, *P. polychloris* Pasch.

Из р. *Chlamydomonas* (*Euchlamydomonas*) сюда войдут: *Ch. rotula* Playfair, *Ch. pteromonoides* Chodat, *Ch. polydactyla* Chodat и *Ch. parallelistriata* v. *okensis* Korsch. Все эти хламидомонады во избежание путаницы необходимо выделить в особый род, который можно назвать *Centromonas*. Далее, подрод *Agloe* целиком войдет в новый порядок, как самостоятельный род *Agloe* с 11 видами, приводимыми Пашером (A. Pascher). Из подрода *Chloromonas* сюда войдет *Chlamydomonas inversa*, которую также придется выделить в самостоятельный род. Ему можно дать название *Milleria*, в память В. В. Миллера.

Apiococcus и *Nautococcus*, описанные А. А. Коршиковым в 1926 г., должны быть перенесены из порядка *Volvocales*, к которому их обычно относят, в порядок *Centromonadales*. Однако *N. constrictus* резко отличается от остальных видов постенным хроматофором, содержащим многочисленные пиреноиды, и центральным положением ядра. Вид этот явно не принадлежит к р. *Nautococcus*. Пор. *Centromonadales* вполне соответствует порядку *Volvocales* среди *Parietoplastae*.

Пор. *Palmellales*, который образует формы, стоящие на пальмеллоидной ступени морфологической дифференцировки, подобно пор. *Volvocales*, должен распасться на два порядка: пор. *Centropalmellales*, в который войдут роды, обладающие осевым хроматофором, и пор. *Palmellales*; в нем останутся представители, имеющие постенный хроматофор. К порядку *Centropalmellales* отойдут роды: *Asterococcus* (Cienk) Scherfell, *Characiosiphon* Iyengar и, вероятно, *Characiella* Schmidle. При этом *Characiosiphon* представит переход между монадной и пальмеллоидной ступенями морфологической дифференцировки (Iyengar, 1936).

Водоросли, стоящие на коккоидной ступени дифференцировки и обнимаемые порядком *Chlorococcales*, также распадутся на два порядка: *Centrococcales* и *Chlorococcales*. Мы считаем, что коккоидная ступень дифференцировки развилась из пальмеллоидной. Однако вполне допустим и взгляд Топачевского, который считает пальмеллоидные водоросли боковой ветвью эволюции, вышедшей из флагеллят; кокоидную ступень дифференцировки он выводит непосредственно от хламидомонад (Топачевский, 1958). В порядок *Centrococcales* придется включить: *Trebouxia* de Puimaly, *Myrmecia* Printz, *Kentrosphaera* Borzi, *Scotinosphaera* Klebs, *Chlorochytrium* Cohn и, вероятно, *Phyllobium* Klebs, хотя строение хроматофора у этой последней водоросли остается неизученным, и лишь рисунки Г. Клебса (Klebs, 1881) дают известное основание считать хроматофор ее осевым. К *Centrococcales* следует также отнести *Borodinella* V. Miller (Миллер, 1927), *Radiosphaera* (Korsch.) Starr, *Spongiochloris* Starr (*S. spongiosa* Starr).

Нитчатая ступень дифференцировки — пор. *Centrothrichales* у *Centroplastae* — представлена очень бедно. К ней мы можем отнести только две водоросли: *Pleurococcus* Menegini (non Nägeli, non Gay) и *Cylindrocapsopsis* Iyengar, замечательную своим в высшей степени оригинальным циклом развития. Вначале она была описана М. Айэнгаром (в 1939 г.) под именем *Cylindrocapsa geminella* Wolle, но в 1957 г. он дал ей название *Cylindrocapsopsis*, поскольку она представляет собою самостоятельный род, ничего общего с *Cylindrocapsa* не имеющий (Iyengar, 1957).

Еще беднее, чем нитчатая ступень дифференцировки, у *Centroplastae* представлена тканевая ступень, долженствующая составить пор. *Centrostromatales*. В этот порядок можно поместить только один род *Prasiola* (incl. *Scrzogonium*), имеющий типичный осевой хроматофор.

Таков класс *Centroplastae*. Все остальные зеленые водоросли войдут в состав класса *Parietoplastae*, за исключением *Charales* и *Conjugales*. Эти последние необходимо выделить в самостоятельный класс наравне с *Centroplastae* и *Pahiietoplastae*. Относительно же *Charales* мы вполне присоединяемся к тем альгологам, которые выделяют их в особый отдел. Далее, в классе *Parietoplastae* мы выделяем пор. *Siphonales* в отдельный подкласс *Parietoplastae siphonophycidae*. Основанием для этого служит их своеобразное строение, их слагают длинные, ветвистые, многоядерные нити, лишенные внутренних перегородок, — строение, которое иногда называют неклеточным. Строение это резко отличает *Siphonales* от других зеленых водорослей класса *Parietoplastae*, которые построены из одно- или многоядерных клеток и которых мы называем *Parietoplastae celluliphycidae*. Наиболее примитивным в этом подклассе будет пор. *Volvocales* (монадная ступень). От него мы легко переходим к порядку *Palmellales* (пальмеллоидная ступень) и к порядку *Chlorococcales* (коккоидная ступень дифференцировки). *Chlorococcales* представляет в некотором роде «узловой порядок», из которого можно вывести другие порядки, и прежде всего, нитчатые водоросли, построенные из одноядерных клеток — *Ulothrichales* s. l., т. е. *Ulothrichales* s. str., *Chaetophorales* и *Oedogoniales*.

Среди *Ulothrichales* s. str. мы имеем две эволюционные линии — изогамную (*Ulothrix*) и оогамную (*Cylindrocapsa*).

У *Chaetophorales* наблюдается уже известное усложнение внешней формы: ветвление, образование щетинок и дифференцировка нити на стелющиеся и восходящие части (гетеротрихальное строение). У них мы также имеем две линии развития: изогамную (*Stigeoclonium*, *Chaetophora* и др.) и оогамную (*Aphanochaete*, *Chaetonema*), причем оогамия здесь сопровождается редукцией вегетативной части таллома.

Далее, от *Chlorococcales* можно перейти к нитчатым же водорослям, построенным из многоядерных клеток, к порядку *Cladophorales*. Им могли дать начало многоядерные протококки, имевшие строение клеток типа *Hydrodictyon*. Среди *Cladophorales* мы также встречаем две эволюционные линии: изогамную с относительно сложным строением и сложным циклом развития (*Cladophoraceae*) и оогамную, простого строения и простого цикла развития (*Sphaeropleaceae*).

Наконец, из *Chlorococcales* можно вывести сифонников через такие роды, как *Protosiphon*, *Halicystia* и *Follicularia*. Этот последний род Ф. Фритч справедливо относит к *Siphonales* наряду с *Protosiphon*, и через него можно наметить связь их с *Centroplastae*. Однако выводить сифонники непосредственно из *Centroplastae* у нас нет основания.

Ulothrichales s. l. в дальнейшей своей эволюции переходят на тканевую ступень дифференцировки путем осуществления деления клеток не только в поперечном направлении, но и в продольном, в результате чего возникают однослойные пластинки. Появление стенок в третьем направлении пространства делает эти пластинки двуслойными. Такого рода формы мы имеем в порядке *Ulvales*.

Эволюция *Siphonales* протекала особым путем. Она шла в трех направлениях. Во-первых, в направлении усложнения и дифференцировки отдельной нити — этого основного морфологического элемента сифонников. Это привело к выработке сложной внешней формы нити, подобной листостебельному побегу высших растений с дифференцировкой отдельных ее участков на «листья», «корневище» и «корни», как например у *Caulerpa prolifera*.

Вторым направлением эволюции было направление, приведшее к выработке оригинального мутовчатого строения, которое мы встречаем в сем. *Dasycladaceae*. Оно дало начало весьма своеобразным формам вроде *Cymopolia*, *Halicoryne*, *Acetodularia* и пр.

Третьим направлением было сохранение основного морфологического элемента — нити — при сплетении и отчасти срастании их в различные сложные образования, также иногда подобные листьям, стеблям и корням. Сплетение это нередко сопровождается и некоторой дифференциров-

кой частей нити. Таким путем достигается тоже тканевая структура, но уже иного характера: не клеточная ткань, возникающая благодаря делению клеток по трем направлениям пространства, а ткань ложная, образующаяся вследствие более или менее тесного сплетения отдельных нитей таллома — плектенхима или псевдопаренхима. Аналога ей мы имеем в плектенхиме грибов. Примером такого рода *Siphonales* могут быть *Udotea*, *Penicillus*, *Halimeda*, *Codium* и многие другие. Эта сложная эволюция сопровождалась и усложнением цикла развития — выпадением гаметофита и главенством спорофита при сохранении изогамного (или гетерогамного) полового процесса. Однако среди сифонников имеется и небольшая линия эволюции, где сохранилась простая нитчатая форма, к тому же гаплоидная со сложным оогамным половым процессом; это сем. *Vaucheriaceae*, к которому относятся *Vaucheria* и *Dichotomosiphon*. Необходимо, однако, отметить, что в последнее время некоторые альгологи считают, на основании особенностей строения *Vaucheria*, что эта водоросль не принадлежит к зеленым водорослям и должна быть помещена в отдел *Xanthophycophyta* (*Heterocontae*). Вопрос о систематическом положении *Vaucheria* нуждается в дополнительном исследовании.

Третий самостоятельный класс отдела *Chlorophycophyta* составят так называемые конъюгаты — *Conjugales* или *Acontae*, характеризующиеся отсутствием в цикле развития подвижных (активно) стадий размножения и особым типом полового процесса в виде конъюгации. В типе все они имеют осевой хроматофор, нередко весьма сложно устроенный, в особенности в сем. *Desmidiaceae*, снабженный одним крупным пиреноидом в центре его или несколькими, тоже крупными, пиреноидами, как в сем. *Mougeotiaceae*. Исключением в этом отношении среди конъюгат являются единичные роды, обладающие постенными хроматофорами. Таковы, например, *Spirogyra* и *Spirotaenia*. Однако, учитывая все сказанное по поводу эволюции осевого хроматофора в постенный, мы можем принять, что постенные хроматофоры конъюгат вторичного происхождения. Они возникли из осевых путем редукции массивной центральной части и развития периферических лопастей. Процесс этот сопровождался увеличением числа пиреноидов и перемещением их на периферические части хроматофора. Такое предположение вполне обосновано для *Spirotaenia*, у которой некоторые виды имеют осевой хроматофор с отходящими от него спиральными отростками. У *Spirogyra* мы не знаем видов с таким строением, но допущение возникновения у нее постенного хроматофора из осевого законно, и, быть может, утолщенная полоса, идущая по середине спиральной ленты хроматофора вдоль нее и более или менее вдающаяся килем в полость клетки, является остатком радиальных выростов осевого хроматофора.

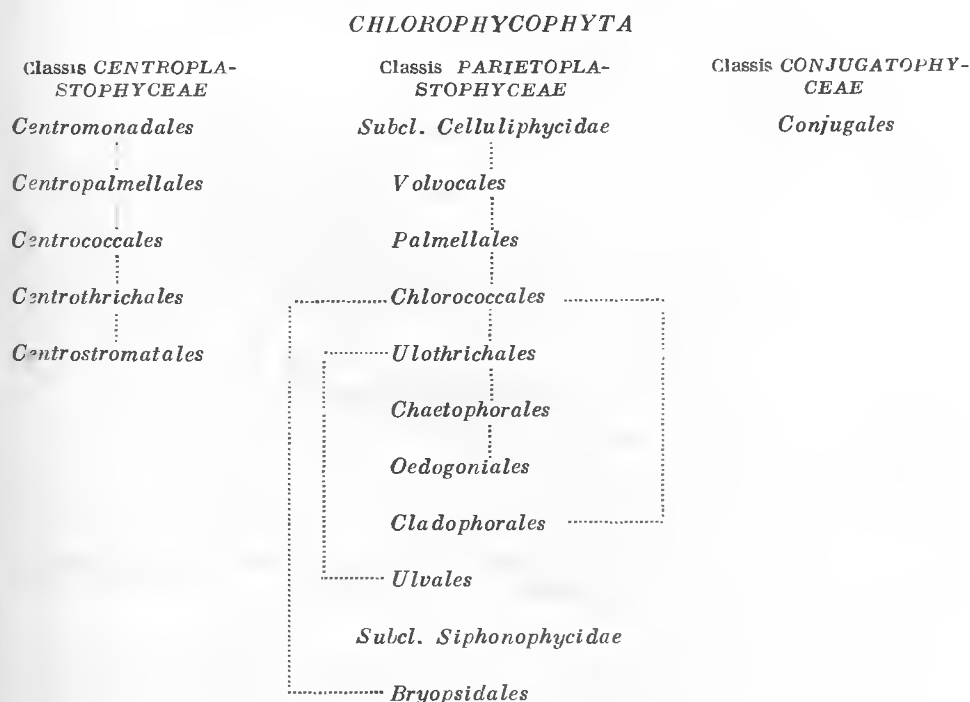
В связи со сказанным, следует остановиться на весьма интересной работе Е. Тейлинга (Teiling, 1952), посвященной исследованию эволюции клетки и хроматофора у десмидиевых водорослей. Изучая строение хроматофоров у очень большого числа представителей этой группы, он смог уловить ту же тенденцию в эволюции хроматофора, какую мы обнаружили у хламидомонад и протококков, т. е. превращение осевого, центрального хроматофора в периферический, постенный, причем превращение это может совершаться в пределах одного рода. Так, например, р. *Closterium* характеризуется осевыми хроматофорами, но среди его видов есть некоторые, обладающие постенными хроматофорами, как *C. ehrenbergii*. При этом между осевыми и центральными хроматофорами наблюдаются переходы.

Далее, мелкие виды р. *Pleurotaenium* имеют осевые звездчатые хроматофоры. в то время как крупные виды того же рода обладают хроматофорами периферическими, тянущимися вдоль клетки в виде продольных лент. То же явление наблюдается и у некоторых других родов (*Tetmemorus*, *Cosmarium*). Эволюцию хроматофора у десмидиевых водорослей Е. Тейлинг иллюстрирует весьма наглядной схемой (Teiling, 1952 : 272).

Данные Тейлинга подтверждают то положение, что постепенное превращение осевых хроматофоров в постенные является общей закономерностью в эволюции клетки зеленых водорослей. К подобному заключению приходит и Б. Шусcниг в своей капитальной сводке (Schussnig, 1960). Вместе с тем имеются все основания считать, что закономерность эта присуща и всем остальным отделам низших растений, объединяемых под именем водорослей.

Вопрос о происхождении конъюгат и их отношение к другим классам зеленых водорослей остается в настоящее время неясным. Здесь возможны две точки зрения. Можно думать, что конъюгаты произошли от *Centromonadales* и эволюция их пошла в направлении утраты подвижных стадий размножения, замены этих стадий в области вегетативного размножения делением, а в области полового процесса — замены активно подвижных гамет половыми протопластами, лишенными органов передвижения. Но вполне допустимым представляется и предположение Топачевского, считающего, что конъюгаты никогда не имели подвижных стадий в цикле развития и произошли от каких-то предков зеленых водорослей, еще до возникновения монадной ступени морфологической дифференцировки. Как бы то ни было, эволюция конъюгат совершалась независимо от эволюции других двух классов в направлении сохранения осевого хроматофора, но с сильным усложнением его строения и увеличением размеров, в сем. *Desmidiaceae* одновременно усложнялась и внешняя форма клетки.

Графически систему́ зеленых водорослей можно представить следующей схемой их филогенеза:



В заключение приводим предлагаемую нами классификацию зеленых водорослей с указанием классов, подклассов, порядков, семейств и важнейших родов.

DIVISIO CHLOROPHYCOPHYTA

I. Classis *Centroplastophyceae* (*Centroplastae*)

Ordo *Centromonadales*

Fam. *Centromonadaceae*

Centromonas C. Meyer
Agloe (Pasch.) C. Meyer
Pseudagloe (Pasch.) C. Meyer
Milleria C. Meyer (*M. inversa* [Pasch.] C. Meyer)
Nautococcus Korsch.
Apiococcus Korsch.

Ordo *Centropalmellales*

Fam. *Centropalmellaceae*

Asterococcus (Cienk) Scherfell.
Characiosiphon Iyengar
Characiella Schmidle

Ordo *Centrococcales*

Fam. *Centrococcaceae*

Trebouxia de Puimaly
Myrmecia Printz
Kentrosphaera Borzi
Scotinosphaera Klebs
Chlorochytrium Cohn.
Phyllobium Klebs
Borodinella V. Miller
Radiosphaera (Korsch.) Starr
Spongiochloris Starr (*S. spongiosa*)

Ordo *Centrothrichales*

Fam. *Centrothrichaceae*

Pleurococcus Menegini
Cylindrocapsopsis Iyengar

Ordo *Centrostromatales*

Fam. *Prasiolaceae*

Prasiola (incl. *Schizogonium*) Agard

II. Classis *Parietoplastophyceae*

Subcl. *Celluliphycidae*

Ordo *Volvocales*

Fam. *Chlamydomonadaceae*, *Volvocaceae*, *Sphaerellaceae*, *Polyblepharidaceae*, *Phacotaceae*

Ordo *Palmellales*

Fam. *Tetrasporaceae*, *Gloeocystidaceae*, *Chlorodendraceae*

Ordo *Chlorococcales*

Fam. *Chlorococcaceae*, *Eremosphaeriaceae*, *Chlorellaceae*, *Oocystaceae*, *Selenastraceae*, *Dictyosphaeriaceae*, *Coelastraceae*, *Hydrodictyaceae*

Ordo *Ulothrichales*

Fam. *Ulothrichaceae*, *Microsporaceae*, *Cylindrocapsaceae*

Ordo *Chaetophorales*

Fam. *Chaetophoraceae*, *Trentepohliaceae*, *Coleochaetaceae*, *Chaetosphaeridaceae*, *Pleurococcaceae*

Ordo *Oedogoniales*

Fam. *Oedogoniaceae*

Ordo *Cladophorales*

Fam. *Cladophoraceae*, *Sphaeropleaceae*

Ordo *Ulvales*

Fam. *Ulvaceae*

Subcl. *Siphonophycidae*

Ordo *Bryopsidales*

Fam. *Protosiphonaceae*, *Caulerpaceae*, *Dasycladaceae*, *Codiaceae*, *Valoniaceae*, *Vaucheriaceae*, *Derbesiaceae*, *Chaetosiphonaceae*, *Phylosiphonaceae*

III. Classis *Conjugatophyceae*

Ordo *Conjugales*

Fam. *Mesotaeniaceae*, *Zygnemaceae*, *Mougeotiaceae*, *Gonatozygonaceae*, *Desmidiaceae*

ЛИТЕРАТУРА

Воронихин Н. Н. и Е. В. Шлапина. (1949). Жизнь пресных вод, II. — Коршиков А. А. (1939). Материалы к познанию водорослей Горьковской обл. Уч. зап. Горьк. гос. унив., 9. — Курсанов Л. И. и Н. М. Шеманова. (1924). К вопросу о смене ядерных фаз у зеленых водорослей, I. Цикл развития *Chlorochytrium lemnae* Cohn. Русск. арх. протист., В-1—4. — Мейер К. И. (1951а). К филогении зеленых водорослей. Бюлл. МОИП, VI, 1. — Мейер К. И (1951б). К филогении желтозеленых водорослей. Бюлл. МОИП, VI, 4. — Мейер К. И. (1952). Опыт филогенетической системы зеленых водорослей. Бюлл. МОИП, VII, 5. — Миллер В. В. (1924). *Follicularia* — новый род зеленых водорослей. Русск. арх. протист., 3. — Миллер В. В. (1927). *Borodinella* — новый род зеленых водорослей. Русск. арх. протист., 6. — Миллер В. В. (1928). К филогенетической систематике зеленых водорослей. Дневн. Всес. съезда ботан. в Ленингр. — Определитель пресноводных водорослей СССР, 8. (1959). Вольвоксовые. — Попова Т. Г. (1955). Эвгленовые водоросли. Определ. пресноводн. водоросл. СССР, 7. — Топачевский А. В. (1953). Критика жгутиковой теории происхождения водорослей. Тр. Биолог.-почв. фак. Киевск. унив., 9. — Топачевский А. В. (1958). Основные принципы современной филогенетической систематики водорослей. — Bristol B. M. (1917). On the life history and cytology of *Chlorochytrium grande*. Ann. Bot., 13. — Bristol B. M. (1920). A review of genus *Chlorochytrium*. Journ. Linn. Soc., 45. — Fott B. (1959). Algenkunde. — Fott B. (1960). Taxonomische Uebertragungen und Namensänderungen unter der Algen. Preslia, 32 : 142—154. — Fritsch F. E. (1935). The structure and reproduction of the *Algae*. — Iyengar M. O. (1936). *Characiosiphon*, a new member of the *Chlorophyceae*. Journ. of the Indian Bot. Soc., XV, 5. — Iyengar M. O. (1957). On the structure and life history of *Cylindrocapsopsis indica* gen. et sp. n. Journ. Madras Univ., 27. — James E. I. (1935). An investigation of the algalgrouth in some naturaly occuring soils. Beih. z. Bot. Centralbl, 3. — Klebs G. (1881). Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Zeit., 39. — Moor G. T. (1899). New or little known unicellular *Algae*. Bot. Gaz. 39. — Moor G. T. (1901). *Eremosphaera viridis* and *Excentrosphaera*. Bot. Gaz., 32 : 309—324. — Pasher A. (1927). *Volvocales*. Süsswasserflora. — Printz H. (1927). *Chlorophyceae*. Englers Die Natürl. Pflanzenfam. — Schussnig B. (1960). Handbuch d. Protophytenkunde,

II. — Smith G. (1933). The fresh-water *Algae* of the United States. — Teiling E. (1952). Evolutionary studies on the shape of the cell and of the chloroplast in Desmids. Bot. Notis., 3.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

ON THE PHYLOGENY OF GREEN ALGAE (*CHLOROPHYCOPHYTA*)

By K. I. Meyer

SUMMARY

Two types of cell structure are known among *Chlorophycophyta* (excl. *Conjugales*). One of these types is characterized by the axial phromatophore while in the other one the chromatophore is parietal. The first type is primitive; the second type has developed from the first type by means of gradual shifting of the chromatophore from the centre of the cell to the parietal layer ofl the protoplasm accompanied by the simplification of its structure and involving the change of the entire cell structure. Accordingly it is proposed to classify *Chlorophycophyta* into two classes: *Centroplastophyceae* and *Parietoplastophyceae*. Both these classes were derived from the algae of the *Chl. rotula* type and their evolution was parallel. *Parietoplastophyceae* is a more advanced class than *Centroplastophyceae* and is represented by a larger number of species. *Conjugales* are characterized by axial chromatophores, frequently of complicated structure. They should be distinguished as a separate class and their evolution proceeded in the direction of the complication of structure (its axial position being retained), as well as the complication of the cell form and the complete loss of the mobile gametes.

Н. И. Рубцов, Л. А. Привалова и И. В. Крюкова

КРАТКИЙ БИО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ КРЫМА

(Получено 10 I 1960)

К настоящему времени критическую обработку видового состава крымской флоры можно считать почти законченной. Однако итоги этой обработки, к сожалению, еще не полностью опубликованы. Пока вышло в свет 8 выпусков «Флоры Крыма», 2 выпуска находятся в печати; не закончено обработкой лишь сем. сложноцветных.

На основе выполненной работы теперь имеется возможность приступить к эколого-географическому анализу крымской флоры, дать обобщение того большого фактического материала, который выявлен в итоге ее критической обработки.

В предлагаемой статье имеется в виду сообщить лишь некоторые результаты сделанного анализа, а именно, данные по биологическому и экологическому составу флоры Крыма. Такого рода данные представляют несомненный научный и практический интерес, поскольку флора Крыма стоит несколько обособленно среди других флор Советского Союза, отличаясь своим ярко выраженным средиземноморским характером. Точный подсчет отдельных экологических элементов, слагающих эту своеобразную флору, выяснение их удельного веса, дает возможность установить ее общую экологическую природу, что безусловно важно, например, для целей интродукции, а также для решения более общих теоретических вопросов генезиса и эволюции крымской флоры.

В составе флоры Крыма в настоящее время установлено 2293 вида, 693 рода и 107 семейств. Допуская возможность дальнейшего увеличения числа видов за счет более тщательной обработки отдельных таксономических групп этой флоры, безусловно можно считать, что состав ее определяется числом не менее чем в 2300 видов. Это довольно большая цифра, принимая во внимание незначительную площадь Крыма (26 тыс. км^2).[1] Для сравнения укажем, например, что более или менее близкая Крыму по природным условиям, но значительно превышающая его по территории Молдавия (33.8 тыс. км^2) имеет только 1605 видов (Гейдеман, 1954). Однако почти вдвое меньшая, чем Крым, румынская Добруджа (16 тыс. км^2) содержит в своей флоре, по данным Ю. Продана (Prodan, 1935—1939), 1911 видов.

При сравнении крымской флоры с более чуждыми ей колхидскими, влажносубтропическими флорами получаем следующие результаты. Абхазия (8.7 тыс. км^2), по площади в 3 раза меньшая, чем Крым, имеет более 2000 видов (Колаковский, 1938—1949), а совсем маленькая, в восемь раз меньше Крыма, Аджария (2.9 тыс. км^2) насчитывает 1608 видов (Дмитриева, 1956).

Посмотрим теперь, по каким жизненным формам распределяется видовой состав крымской флоры, иначе говоря, каков ее биологический спектр (табл. 1).

[1] Размеры площадей приводятся по данным Большой Советской Энциклопедии.

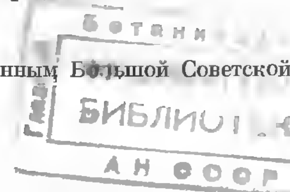


ТАБЛИЦА 1

Биологический спектр крымской флоры

Жизненные формы	Количество видов	% к общему числу видов Крыма
Деревья, кустарники и кустарнички .	189	8
Полукустарники и полукустарнички .	86	4
Травянистые многолетники	1198	52
Из них эфемероидов	57	—
Однолетники и двулетники	820	36
Из них эфемеров	124	—
Итого	2292	100

Таким образом, среди жизненных форм, свойственных растениям Крыма, первое место принадлежит травянистым многолетникам, составляющим более половины всей флоры Крыма, причем из них на долю эфемероидов-геофитов приходится лишь около 4%. Эфемероидный тип представлен в Крыму очень слабо в сравнении, например, с пустынными территориями Казахстана и Средней Азии. Так, для пустыни Бетпак-Дала в Казахстане З. В. Кубанская (1956 г.) приводит 74 вида, относящихся к эфемероидному типу, что составляет около 9% от общего видового состава флоры этой пустыни.

К группе эфемероидов-геофитов в крымской флоре принадлежат: *Galanthus plicatus*, зацветающий в феврале, все 5 видов крокуса, 12 видов гусиного лука (*Gagea*), тюльпаны, многие птицемлечники (*Ornithogalum*), некоторые виды *Allium* и *Orchis*, ряд представителей лютиковых, крестоцветных и т. д.

Незначительный удельный вес эфемероидов во флоре Крыма, в сравнении с пустынными флорами Казахстана и Средней Азии, представляется фактом несколько неожиданным, поскольку крымская флора развивается в условиях гидротермического режима, в общем довольно сходного со среднеазиатским. В Крыму, как известно, преобладают зимние и весенние осадки, а лето, как и в Средней Азии, крайне засушливое, иногда совершенно лишенное дождей. Казалось бы, что такие климатические условия должны способствовать развитию растений эфемероидного типа в Крыму не в меньшей мере, чем в Средней Азии.

Однолетники и двулетники. К данной жизненной форме относятся 820 видов, что составляет более 36% флоры Крыма. Таким образом, эта биологическая категория растений занимает 2-е место после травянистых многолетников. Обилие одно- и двулетников представляет, по-видимому, характерную черту средиземноморских флор. Н. А. Стоянов (1956) указывает, что терофиты в некоторых южных районах Болгарии составляют свыше 36% флоры. Среди однолетних растений Крыма значительную долю (124 вида) составляют весенние эфемеры, успевающие в апреле—мае закончить полный цикл своего развития, от семени до семени. Однако, несмотря на сравнительно слабое развитие типичных эфемеров и эфемероидов, обилие раннецветущих растений все же является весьма характерной чертой крымской флоры. Общее число раннецветущих растений представлено здесь 450 видами.

Деревья, кустарники и кустарнички составляют группу жизненных форм, которая по количеству принадлежащих к ней видов занимает 3-е место во флоре Крыма (189 видов, около 8%).[1] Деревьев здесь насчитывается 60 видов, а кустарников и кустарничков 129 видов. Заметим, что в некоторых случаях разграничение деревьев и кустарников, кустарников и кустарничков является довольно условным, поскольку есть виды, встречающиеся как в форме дерева, так и в форме кустарника (например, некоторые ивы, боярышники, рябины и т. д.), а некоторые кустарники в свою очередь не всегда могут быть достаточно хорошо отличимы от кустарничков.

Кустарнички как особая жизненная форма деревянистых растений, характеризующаяся низким ростом (обычно менее 50—60 см), представлены в Крыму такими видами, как *Atraphaxis replicata*, *Cistus tauricus*, видами *Cytisus*, *Genista*. Некоторые из этих видов играют довольно заметную роль в сложении растительности (например, *Cistus tauricus* на южном берегу Крыма).

Полукустарники и полукустарнички составляют в Крыму ничтожную долю его флоры (4%). Однако некоторые представители этой жизненной формы играют существенную роль в сложении растительного покрова, являются доминантами ряда фитоценозов. Такова, например, крымская полынь — *Artemisia taurica*, слагающая своеобразные пустынного типа сообщества, довольно широко распространенные в Присивашье, на Керченском и Тарханкутском полуостровах. Сюда же относятся такие пустынные виды, как *Camphorosma monspeliacum*, *Kochia prostrata*, *Eurotia ceratoides*, довольно обычные для указанных выше пустынно-степных районов Крыма, где они нередко тоже создают свои сообщества.

Некоторые полукустарники и полукустарнички являются компонентами растительности фриганного типа; к ним относятся различные виды *Helianthemum* (*H. orientale*, *H. grandiflorum*, *H. hirsutum* и др.), *Alyssum* (*A. tortuosum*, *A. obtusifolium*, *A. trichostachyum*), *Salvia* (*S. grandiflora*. *S. scabiosaefolia*, *S. adenostachya*, *S. demetrii*), *Teucrium* (*T. polium*, *T. chamaedrys* s. l., *T. jailae*), *Scutellaria* (*S. taurica* и др.), *Sideritis* (*S. taurica* s. l.), многие виды рода *Thymus*.

Следует указать, что жизненная форма полукустарника и полукустарничка, так же как и эфемероида-геофита, все же гораздо богаче представлена в пустынях Средней Азии, чем в Крыму.

При экологическом анализе флоры Крыма в ней можно выделить следующие главнейшие экологические категории (табл. 2): 1) гемиксерофитный и нагорноксерофитный элемент, 2) степной и лугово-степной ксерофитный или мезоксерофитный элемент, 3) пустынный и пустынно-степной ксерофитный элемент, 4) луговой и лугово-болотный мезофитный или гигрофитный элемент, 5) водно-болотный гидро- и гигрофитный элемент, 6) литоральный гемиксерофитный и мезофитный элемент, 7) лесной и лугово-лесной мезофитный и ксерофитный элемент, 8) сорный и рудеральный элемент, 9) растения неясной экологии.

Разумеется, не всегда легко решить, к какому из вышеперечисленных элементов следует отнести то или иное растение. Подобного рода трудности объясняются очень слабой экологической изученностью большинства видов нашей отечественной флоры. Поэтому известная доля условности и субъективизма в такого рода анализе является, к сожалению, неизбежной.

1. Гемиксерофиты и нагорные ксерофиты. К гемиксерофитам (в понимании Малеева, 1940) мы относим виды средиземноморского или европейско-средиземноморского ареала, свойственные преимущественно ксерофитным редколесьям и шибляку, светлым полянам и сухим холмам горного Крыма. Степень ксерофитизации у этого элемента

[1] Имеются в виду только дикорастущие и одичавшие в Крыму виды.

ТАБЛИЦА 2

Экологический спектр флоры Крыма

Экологические группы	Количество видов	% к общему числу видов флоры Крыма
Гемиксерофитный и нагорноксерофитный элемент	611	26.0
Степной и лугово-степной элемент	450	20.5
Пустынный и пустынно-степной элемент	65	3.0
Луговой и лугово-болотный элемент	313	13.5
Водно-болотный элемент	36	1.5
Литоральный элемент	49	2.0
Лесной и лугово-лесной элемент	452	20.0
Сорный элемент	306	13.0
Виды неясной экологии	11	0.5
Итого	2293	100.0

выражена в самой различной степени. Применяя терминологию А. П. Шенникова (1935, 1938), можно сказать, что это преимущественно мезоксерофиты, отчасти ксеромезофиты. Они представлены всеми жизненными формами — от деревьев и кустарников до однолетников. В общем это довольно неоднородная экологическая группа, так как относящиеся сюда виды имеют широкий био-экологический диапазон. В дальнейшем группу гемиксерофитов, по-видимому, следует подвергнуть более дробному расчленению. Однако, несмотря на свою экологическую неоднородность, средиземноморские гемиксерофиты в общем все же могут рассматриваться и как единая экологическая группа, на что указывает весьма характерный для них средиземноморский тип ареала.

Приведем для примера некоторые наиболее обычные виды крымской флоры, относящиеся к указанному экологическому элементу: из деревьев — *Quercus pubescens*, *Pistacia mutica*, *Celtis caucasica*, *Ulmus suberosa*; из кустарников — *Juniperus oxycedrus*, *J. foetidissima*, *Carpinus orientalis*, *Pyracantha coccinea*, *Colutea cilicica*, *Rhus coriaria*, *Cotinus coggygria*, *Jasminum fruticans*, *Vitex agnus castus*; из травянистых многолетников — *Asphodeline lutea*, *A. taurica*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Himantoglossum caprinum*, *Alopecurus vaginatus*, *Lasiagrostis bromoides*, *Farsetia clypeata*, *Matthiola odoratissima*, *Psoralea bituminosa*, *Hedysarum tauricum*, *Helianthemum orientale*, *H. stevenii*, *Ajuga orientalis*, *Stachys cretica*, *S. atherocalyx*, *Cephalaria coriacea*, *Anthemis monantha*, *Psephellus declinatus*, *Intybellia purpurea*; из однолетников — *Cynosurus echinatus*, *Scleropoa rigida*, *Kohlrauschia prolifera*, *Velezia rigida*, *Hirschfeldia incana*, *Hutschinsia petraea*, *Medicago rigidula*, *Trigonella monspeliaca*, *Trifolium angustifolium*, *T. leucanthum*, *Coronilla cretica*, *Vicia cordata*, *V. pilosa*, *V. ervilia*, *Lathyrus nissolia*, *Helianthemum salicifolium*, *Valerianella coronata*, *V. dentata*, *Rhagadiolus edulis*, *Xeranthemum cylindraceum*, *Crupina vulgaris*.

К нагорным ксерофитам отнесено сравнительно небольшое число видов. Как известно, эта экологическая группа особенно характерна для горных аридных областей Средней и Передней Азии. Ее слагают главным образом кустарнички, полукустарники и полукустарнички, в меньшей мере — травы (многолетние и однолетние). В Крыму нагорные ксерофиты приурочены преимущественно к выходам известняковых пород, к крутым каменистым склонам и осыпям. По своему географическому ареалу это в основном средиземноморско-переднеазиатский элемент, свойственный Восточному Средиземноморью, Кавказу, Малой и Средней Азии, Ирану. Среди нагорных ксерофитов нередко встречаются также и виды более узкого ареала, вплоть, до эндемичных для Крыма.

В составе данного экологического элемента наиболее обычны: из кустарничков — *Tragacantha arnacantha*, *Genista albida*, *G. scytica*, *G. godetii*, *Cytisus polytrichus*; из полукустарников и полукустарничков — *Teucrium polium*, *T. jailae*, *Sideritis taurica* s. l., *Thymus callieri*, *Th. hirsutus*, *Satureia taurica*, *Onosma polyphyllum*, *O. rigidum*, *O. tauricum*, *Trigonella cretacea*, *Medicago rupestris*, *Asperula caespitans*; из травянистых многолетников — *Stipa lithophila*, *S. paradoxa*, *Iberis saxatilis*, *Draba cuspidata*, *Euphorbia petrophila*, *Pimpinella lithophila*, *Seseli gummiferum*, *S. lehmannii*, *Convolvulus tauricus*, *Chamaepeuce echinocephala*, *Scorzonera crispa*, *Intybellia callicephala* и др. К нагорным ксерофитам необходимо причислить и 2 вида можжевелового стланика — *Juniperus depressa* и *J. sabina*. В условиях Крыма эти стланики приурочены исключительно к обнажениям известняковых пород.

2. Степной и лугово-степной элемент представляет собою, пожалуй, одну из наиболее четко очерченных эколого-географических групп крымской флоры. Географический ареал этого элемента связан с Евразиатской степной областью, границы которой хорошо определены в работах Е. М. Лавренко (1942, 1947). Некоторые степные виды нередко иррадиируют и за пределы этой области как к северу, так и к югу. В последнем случае их иногда трудно бывает отличить от средиземноморских гемиксерофитов и нагорных ксерофитов. Луговостепные виды (ксеромезофитного или мезоксерофитного склада) нередко заходят в своем распространении далеко к северу от степной зоны, в лесную зону Палеарктики и тогда они становятся трудно отличимыми от видов, свойственных суходольным остепненным лугам, т. е. от лугового экологического элемента.

По составу жизненных форм степные виды — почти исключительно многолетние травы, реже однолетники, кустарники или кустарнички. Наиболее широко распространенными представителями данного экологического элемента в Крыму являются: *Stipa lessingiana*, *S. stenophylla*, *S. pulcherrima*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis*, *Helictotrichon schellianum*, *Zerna riparia*, *Tulipa schrenkii*, *Silene conica*, *S. densiflora*, *Paeonia tenuifolia*, *Ranunculus illyricus*, *Adonis vernalis*, *Crambe tatarica*, *Filipendula hexapetala*, *Medicago romanica*, *Astragalus sulcatus*, *A. testiculatus* *Trinia hispida*, *T. kitaibelii*, *Phlomis pungens*, *Salvia nutans*, *Verbascum phoeniceum*, *Veronica spicata*, *Scabiosa ochroleuca*, *S. ucrainica*, *Linosyris villosa*, *Pyrethrum achilleifolium*, *Artemisia austriaca*, *Jurinea arachnoidea* и др. Из степных кустарников, обычных для Крыма, следует указать на *Spiraea hypericifolia*, *Prunus spinosa*, *Amygdalus nana*, *Cytisus ruthenicus*; из полукустарничков — на ряд видов рода *Thymus* (*Th. dimorphus*, *Th. dzevanovskyi*) и др.

Среди крымского степного элемента необходимо особо выделить виды, встречающиеся преимущественно на крымском нагорье (яйле), таковы, например: *Carex humilis*, указанные выше виды *Thymus*, *Minuartia hirsuta*, *Delphinium hybridum*, *Androsace taurica*, *Artemisia caucasica* и некоторые другие.

3. Пустынный и пустынно-степной экологический элемент составляет очень небольшую долю (около 3%) в крымской флоре. Местообитания относящихся сюда видов почти исключительно связаны с равнинной, степной частью Крыма (Присивашье, Керченский и Тарханкутский полуострова). По общему географическому ареалу это евразиатские степные, туранские или казахстанско-среднеазиатские элементы. Они представлены главным образом однолетниками, ксерофитными травянистыми многолетниками, полукустарниками и полукустарничками. Пере-

числим наиболее обычные растения данной группы. Из однолетников особенно характерны солянки: *Echinopsilon sedoides*, *Suaeda altissima*, *S. prostrata*, *S. confusa*, *Salsola brachiata*, *S. soda*, *S. tragus*, *S. tamariscina*, *Petrosimonia brachiata*, *P. triandra*, *P. crassifolia*, а также *Spergularia marginata*, *Polycnemum majus*, *Plantago indica*; из травянистых многолетников — *Lepidium latifolium*, *Zygophyllum fabago*, *Saussurea salsa*, *Plantago maritima;* из полукустарников и полукустарничков — *Artemisia taurica*, *Halimione verrucifera*, *Limonium suffruticosum*, *Atriplex cana*, *Camphorosma monspeliacum*; из полукустарников такой типичный для среднеазиатских пустынь вид, как сарсазан — *Halocnemum strobilaceum*, из кустарников селитрянка — *Nitraria schoberi*.

4. Л у г о в о й и л у г о в о - б о л о т н ы й экологический элемент представлен преимущественно видами широкого палеарктического или бореального ареала. Сюда относятся многие осоки — *Carex compacta*, *C. remota*, *C. riparia* и большинство представителей сем. *Cyperaceae*, из злаков — *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*, *Agrostis alba*, *Poa trivialis* s. l., *P. pratensis*, *Festuca pratensis*, *Elytrigia repens*, из видов, принадлежащих к другим семействам, укажем на *Trifolium pratense*, *Lotus corniculatus*, *Lathyrus pratensis*, *Polygala major*, *Leucanthemum vulgare*, *Senecio jacobaea* и др. Лишь немногие представители лугового элемента, а именно горно-луговые виды (свойственные яйле), имеют более узкий ареал: *Ranunculus oreophilus*, *Pedicularis sibthorpii*, *Helianthemum grandiflorum*, *Veronica gentianoides*, *Crocus speciosus*, *Erigeron orientale*; эндемичные горно-луговые виды представлены *Ranunculus dissectus*, *Allium jailae*, *Potentilla umbrosa*, *Lotus tauricus*, *Onobrychis jailae*, *Linum marschallianum*, *Viola elisabethae*, *Centaurea fuscomarginata*, многими видами *Alchimilla*.

По преобладающей жизненной форме луговой и лугово-болотный элемент почти полностью относится к травянистым многолетним мезофитам. Сравнительно очень небольшая часть луговых видов характеризуется галофильной экологией. Из таких луговых галофитов и мезогалофитов укажем на *Aeluropus litoralis*, *Puccinellia gigantea*, *P. distans*, *P. fominii*, *Spergularia salina*, *Carex melanostachya*, *Trifolium fragiferum*, *Limonium meyeri*, *L. caspium*, *Rumex maritimus*.

5. Группа в о д н о - б о л о т н ы х растений очень невелика. Она исчисляется всего лишь 36 видами (1.5%). Интересно отметить, что в Крыму полностью отсутствуют представители водной флоры, обычные для всей остальной территории европейской части Советского Союза. Так, в крымской флоре нет ни одного представителя сем. *Nymphaeaceae*, *Menyanthaceae*, *Hydrocariaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Lentibulariaceae*, *Salviniaceae*, *Marsileaceae*, *Najadaceae*, *Droseraceae*. Этот бросающийся в глаза факт высокого своеобразия водной крымской флоры, по-видимому, можно объяснить малым количеством пресных водоемов в Крыму. Возможно также, что такое явление связано и с геологической молодостью значительной части крымской территории, вследствие чего заселение ее видами водной флоры еще далеко не закончилось.

Водно-болотные виды почти полностью представлены травянистыми многолетниками. Только три вида рода *Callitriche*, принадлежащие к этой экологической группе, являются однолетниками, а именно: *C. vernalis*, *C. stagnalis*, *C. hamulata*. По характеру географического распространения водно-болотные растения Крыма относятся преимущественно к палеарктическому и голарктическому элементу.

6. Л и т о р а л ь н ы й экологический элемент объединяет виды, местообитания которых связаны главным образом с песчано-галечниковым морским побережьем и с приморскими скалами, реже с берегами впадающих в море рек. Таковы: *Crambe pontica*, *C. koktebelica*, *Cakile euxina*, *Crithmum maritimum*, *Eryngium maritimum*, *Glaucium flavum* и др. Часть

растений этой категории обитает обычно несколько отступя от морского побережья, на прилегающих к нему горных склонах и песках. Примером такого сублиторального элемента являются: *Agropyron cimmericum*, *Corispermum nitidum*, *Astragalus borysthenicus*, *Tamarix tetrandra*, *Linaria sabulosa*, *L. euxina*.

Литоральный элемент состоит главным образом из травянистых многолетников (25 видов) и однолетников (20 видов). Из кустарников к нему принадлежат всего 2 вида — *Tamarix tetrandra* и *T. hohenackeri*, а из полукустарничков — *Thymus litoralis* и *Asperula cimmerica*.

7. Л е с н о й и л у г о в о - л е с н о й экологический элемент составляют преимущественно травянистые многолетники мезофильного склада, свойственные лесным сообществам, лесным опушкам и полянам, нередко встречающиеся также и на лугах. Лесных травянистых многолетников насчитывается 305 видов, наиболее обычны из них: *Luzula forsteri*, *Scilla bifolia*, виды рода *Polygonatum*, большинство представителей сем. *Orchidaceae*, из злаков — *Milium effusum*, *Melica nutans*, *Poa nemoralis*, *Brachypodium silvaticum*, а из других семейств — *Paeonia triternata*, *Ranunculus constantinopolitanus*, *Dentaria quinquefolia*, *Mercurialis perennis*, *Laser trilobum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Asperula odorata*, *Pyrethrum corymbosum* и др. Из древесных и кустарниковых пород к этой категории принадлежат 86 видов. Широко распространенными лесообразующими видами являются: бук — *Fagus orientalis*, сосна — *Pinus pallasiana*, *P. hamata*, граб — *Carpinus betulus*, дуб — *Quercus petraea*, *Q. robur*, клен — *Acer stevenii*, ясень — *Fraxinus excelsior*, ольха — *Alnus glutinosa*. В качестве наиболее распространенных кустарников укажем на *Corylus avellana*, *Crataegus monogyna*, *C. kyrtostyla*, некоторые виды *Rubus*, *Rosa*, *Euonymus latifolia*, *E. europaea*, *E. verrucosa*, *Frangula alnus*, *Cornus mas*.

8. Группа с о р н ы х растений Крыма насчитывает значительное число видов (около 13%). Сюда входят как настоящие (облигатные) сорняки, постоянно встречающиеся в тех или иных культурах, так и рудеральные виды, растущие главным образом близ жилищ, вдоль дорог, на стойбищах скота и т. п. Главная масса сорняков Крыма представлена одно- и двулетниками (свыше 250 видов), из которых укажем на *Setaria glauca*, *S. viridis*, *Avena fatua*, *Sclerochloa dura*, *Poa annua*, *Zerna tectorum*, *Bromus arvensis*, *Hordeum leporinum*, *Polygonum aequale*, виды *Chenopodium*, *Atriplex*, *Amaranthus*, *Stellaria media*, *Scleranthus annuus*, *Fumaria officinalis*, *Rapistrum rugosum*, *Medicago orbicularis*, *Geranium molle*, *Malva silvestris*, *Torilis arvensis*, *Caucalis lappula*, *Daucus carota*, *Asperugo procumbens*, *Lamium amplexicaule*, *Hyoscyamus niger*, *Solanum decipiens*, *Xanthium spinosum*, *Carduus albidus*, *Cirsium lanceolatum*, *Picnomon acarna* и др. Из сорняков многолетников наиболее распространенными являются: *Cynodon dactylon*, *Acroptilon picris*, *Cirsium incanum*, *Beta trigyna*, *Lepidium draba*, *Malva neglecta*, *Convolvulus arvensis*, *Lithospermum officinale*, *Marrubium vulgare*, *Sonchus arvensis*, *Artemisia absinthium*.

П а р а з и т ы. Эту группу растений представляет интерес рассмотреть отдельно, хотя она распределена в данном кратком обзоре экологических элементов флоры Крыма среди гемиксерофитов и нагорных ксерофитов (8 видов), степных и лугово-степных элементов (9 видов), лесных и лугово-лесных элементов (4 вида), а также среди сорняков, где паразитов насчитывается 13 видов.

К сорнякам отнесены паразиты, постоянно встречающиеся на культурных растениях, а именно: *Cuscuta epilinum*, *C. breviflora*, *C. epithymum*, *C. europaea*, *C. monogyna*, *C. lupuliformis*, *Orobanche aegyptiaca*, *O. mutelii*, *O. ramosa*, *O. brassicae*, *O. cernua*, *O. cumana*, *O. lutea*. Остальные растения-паразиты известны в Крыму пока только на дикорастущих видах; соответственно экологии растения-хозяина они распределены по вышеуказанным

экологическим группам. Однако следует отметить, что со временем не исключена возможность перехода этой категории паразитов на культурные растения. Поэтому учесть этот потенциальный резерв врагов земледелия совершенно необходимо.

Среди гемиксерофитов и нагорных ксерофитов отмечены следующие паразиты: *Razoumowskia oxycedri*, *Phelipaea coccinea*, *Ph. helenae*, *Orobanche oxyloba*, *O. nana*, *O. crenata*, *O. minor*, *O. versicolor*.

На дикорастущих степных видах паразитируют: *Cuscuta alba*, *C. cupulata*, *Orobanche caesia*, *O. purpurea*, *O. arenaria*, *O. vulgaris*, *O. alba*, *O. major*, *O. alsatica*. Паразитами лесных видов являются: *Viscum album*, *Lathraea squamaria*, *Orobanche pallidiflora*, *O. hederae*.

Интересно, тоже хотя бы очень кратко, просмотреть флору Крыма по отношению растений к эдафическому фактору.

Подавляющая часть крымских растений связана с обычными, так сказать, «нормальными» субстратами, т. е. с более или менее развитыми почвами степного, лугового и лесного типа. Вместе с тем выделяется довольно заметная группа видов, обитание которых постоянно связано с выходами твердых коренных пород, со скалами и каменистыми россыпями. Эта группа литофитов, или петрофитов, насчитывает в Крыму примерно 120 видов. Сюда, например, принадлежит большинство свойственных крымским лесам папоротников, обитающих почти исключительно на скалах: *Anogramma leptophylla*, *Asplenium adianthum nigrum*, *A. ruta muraria*, *A. septentrionale*, *A. trichomanes*, *A. viride*, *Ceterach officinarum*, *Notholaena maranthae*, *Cheilanthes persica*, *Phyllitis scolopendrium* и др. Из других видов лесной, умброфильной экологии, постоянно встречающихся среди скал, отметим *Saxifraga irrigua*, *Arabis caucasica*, *A. gerardi*, *Cardamine graeca*, *Geranium lucidum*, *G. robertianum*. В составе литофитов немало степных видов и гемиксерофитов. Из них можно указать хотя бы на различные виды очитка — *Sedum pallidum*, *S. acre*, *S. aetnense*, *S. sexangulare*, *S. rubrum*, некоторые виды дрока — *Genista scytica*, *G. pilosa*, *G. depressa*. К типичным литофитам (кальцефитам) должны быть отнесены: *Draba cuspidata*, *D. muralis*, *Hutschinsia petraea*, *Paeonia lithophila*, *Trigonella cretacea*, *Seseli lehmannii*, *S. gummiferum* и многие другие виды, дать полный список которых в данной статье мы не можем. Отметим лишь, что большинство крымских литофитов связано с известняками и мелами, т. е. они являются по своей природе кальцефитами.

Во флоре Крыма имеется и небольшая группа псаммофитов — растений, тесно связанных с песчаным субстратом, их около 60 видов. Это главным образом растения, свойственные приморским пескам и песчано-галечниковым морским отложениям. Таким образом, они являются по преимуществу литоральным элементом крымской флоры. Некоторые из них имеют довольно хорошо выраженные черты галофитности.

К наиболее типичным псаммофитам можно отнести такие крупные злаки, как *Elymus sabulosus*, *Secale silvestre*, а кроме того, сюда относятся: *Koeleria sabuletorum*, *Festuca beckeri*, некоторые виды льнянок — *Linaria odora*, *L. sabulosa*, *L. euxina*, из маревых — *Corispermum nitidum*, *Polycnemum majus*, *Kochia arenaria*, *Ceratocarpus arenarius*. Песчано-галечниковым приморским отложениям свойственны псаммофиты мезогалофитного типа — *Cakile euxina*, *Plantago ramosa*, *Eryngium maritimum* и др.

Что касается галофитов, которых в составе флоры Крыма насчитывается около 80—90 видов, то местами их сосредоточения являются засоленные почвы Присивашья, Керченского и Тарханкутского полуостровов. Среди этой экологической группы имеются такие типичнейшие представители солончаковых пустынь Средней Азии и Казахстана, как уже упомянутые выше *Halocnemum strobilaceum*, *Atriplex cana*, *Halimione verrucifera*, ряд видов рода *Petrosimonia* (*P. brachiata*, *P. crassifolia*, *P. triandra*) и рода *Suaeda* (*S. confusa*, *S. altissima*, *S. prostrata*). Классическим примером суккулентного галофита является солерос — *Salicornia europaea*, весьма широко распространенный в Крыму по солончакам и солончаковым почвам пустынно-степных районов. Интересно отметить, что большинство крымских галофитов в географо-генетическом отношении тяготеет к Турану. Это по преимуществу туранский или среднеазиатский элемент во флоре Крыма.

Все приведенные выше био-экологические данные относятся к общей, суммарной, флоре Крымского полуострова. Однако эта крымская флора, взятая в целом, вовсе не является однородной ни по своему видовому составу, ни по происхождению. В ней можно выделить по крайней мере

ТАБЛИЦА 3

Экологический спектр флоры горного Крыма

Экологические группы	Количество видов	% к общему числу видов горного Крыма
Гемиксерофитный и нагорноксерофитный элемент	608	28.0
Степной и лугово-степной элемент	390	18.0
Пустынный и пустынно-степной элемент	50	2.5
Луговой и лугово-болотный элемент	296	13.5
Водно-болотный элемент	30	1.5
Литоральный элемент	38	1.5
Лесной и лугово-лесной элемент	451	21.0
Сорный элемент	298	13.5
Виды неясной экологии	11	0.5
Итого	2172	100.0

ТАБЛИЦА 4

Экологический спектр флоры степного Крыма

Экологические группы	Количество видов	% к общему числу видов степного Крыма
Гемиксерофитный и нагорноксерофитный элемент	185	16.5
Степной и лугово-степной элемент	396	35.0
Пустынный и пустынно-степной элемент	56	5.0
Луговой и лугово-болотный элемент	142	13.0
Водно-болотный элемент	20	2.0
Литоральный элемент	32	3.0
Лесной и лугово-лесной элемент	92	8.0
Сорный элемент	194	17.5
Итого	1117	100.0

две хорошо отличимые, более однородные и гомогенные флоры — горную и степную. Первая из них, по нашим подсчетам, содержит 2172 вида, а вторая 1117 видов.

Флора степного равнинного Крыма является сравнительно молодой по времени своего формирования на указанной территории. Она, повидимому, не старше плейстоцена и генетически полностью тяготеет к Понтической провинции обширной Евразиатской степной области, а не к Восточному Средиземноморью, к которому безусловно близка более древняя горная флора Крыма.

В связи с этим представляет определенный интерес привести экологические данные по горной и степной флоре Крыма в отдельности, с тем, чтобы выяснить характер их экологических спектров и иметь возможность наглядного экологического сопоставления этих двух различных флор (табл. 3 и 4).

Заключение

Таким образом, из приведенного, даже очень краткого обзора видно, что био-экологический диапазон флоры Крыма довольно значителен. Здесь имеется богатейший набор биологических и экологических типов растений, что указывает на широкие перспективы интродукции и опытной работы с крымскими дикорастущими видами для нужд сельского хозяйства, зеленого строительства, фармацевтической, парфюмерной и других отраслей промышленности. Особенно богатым является селекционный фонд дикорастущих кормовых растений, содержащий такие ценные кормовые злаки, как житняк (*Agropyron*), костер (*Bromus*), лисохвост (*Alopecurus*), пырей (*Elytrigia*), тимофеевка (*Phleum*), много представителей из группы бобовых и так называемого «разнотравья» (Чернова, 1957). Довольно хорошо представлен и фонд дикорастущих декоративных, лекарственных, эфирномасличных, плодовых и ягодных растений, а также медоносов и витаминоносов. Заслуживают изучения таннидоносные виды и инсектисиды.

Организация опытной работы со всеми важнейшими представителями полезных растений Крыма, как и любой другой природной области, должна проходить на основе тщательного и всестороннего учета всего таксономического и экологического многообразия флоры. Лишь такой широкий научный подход к делу может обеспечить наилучший практический успех интродукции дикорастущих растений, необходимых для народного хозяйства нашей Родины.

ЛИТЕРАТУРА

Гейдеман Т. С. (1954). Определитель растений Молдавской ССР. — Дмитриева А. А. (1956). Материалы по флоре Аджарской АССР (список дикорастущей флоры). Изв. Батумск. бот. сада, 6. — Колаковский А. А. (1938—1949). Флора Абхазии, 1—4. — Лавренко Е. М. (1942). О провинциальном расчленении Евразиатской степной области. Бот. журн. СССР, 7. — Лавренко Е. М. (1947). Евразиатская степная область. Тр. комисс. по естеств.-историч. районир. СССР, 2 (Геоботаническое районирование СССР). — Малеев В. П. (1940). Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, геоботаника, 4. — Стоянов Н. А. (1956). Ботанико-географический очерк Болгарии. Бот. журн., 8. — Чернова Н. М. (1957). Дикорастущие кормовые травы Крыма. — Шенников А. П. (1935). Принципы ботанической классификации лугов. Сов. бот., 5. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР, в кн.: Растительность СССР, 1. — Prodan J. (1935—1939). Conspectul florei Dobrogei, I (1935), II (1936), III (1939).

Никитский
ботанический сад.

A BRIEF BIO-ECOLOGICAL ANALYSIS OF THE CRIMEAN FLORA

By N. I. Rubtzov, L. A. Privalova and I. V. Kriukova

SUMMARY

Up to the present time 2293 species, representatives of 693 genera and 107 families, have been established in the flora of Crimea. 1198 of these species (52%) are perennial herbage plants. There are 820 species (36%) of annuals and biennials. The ecological analysis of the Crimean flora has shown the prevalence of the xerophytic element represented mainly by the species with the distribution areas within the Mediterranean Region. This element includes over a half of the total number of species of the Crimean flora.

The meadow and the marsh-meadow mesophytic ecological element consisting for the most part of the species with wide distribution areas ranging mainly in the Palaearctic and Boreal regions is represented only by 313 species (13.5%), while the forest (mesoxerophytic and mesophytic) element is represented by 452 species (20%).

The flora of the steppe part of Crimea is relatively young; it is closely allied in its genesis with the Pontic Province of the Eurasiatic Steppe Region, whereas the more ancient flora of the mountains of Crimea is allied to the Eastern Mediterranean Region.

А. П. Балаш

СТЕПИ ДОНСКОГО ПРИАЗОВЬЯ

С 6 рисунками

(Получено 20 II 1961)

В ботанико-географическом отношении территория Дона (Ростовской области) входит в состав степной зоны. Здесь проходят, сменяя друг друга по направлению с запада на восток, три ее подзоны: разнотравно-типчаково-ковыльная, типчаково-ковыльная и полынно-типчаково-ковыльная. Южную часть первой подзоны выделяют в особый приазовский вариант, составляющий переход от разнотравно-типчаково-ковыльных степей к типчаково-ковыльным.

Приазовские степи на Дону занимают юго-западный угол области. На севере они подходят к Донецкому кряжу, на востоке — к долине Маныча, на юге идут к предгорьям Кавказа, а на западе заходят в пределы Украины. К западу и к востоку от них лежат большие площади засушливых типчаково-ковыльных степей (причерноморских и донских). Существование мостика разнотравно-типчаково-ковыльных степей в Приазовье объясняется, по Г. Н. Высоцкому (1915) и К. М. Залесскому (1918б), увеличением здесь количества осадков (более 400 мм в год).

Большая часть приазовских степей давно распахана, значительные площади целины сохранялись только в конных заводах и коневодческих колхозах. В последние годы бо́льшая часть этих целин тоже распахана.

Приазовские степи изучались И. К. Пачоским (1891), А. Н. Красновым (1894), Г. А. Боровиковым (1909), К. М. Залесским (1918а, 1918б), И. В. Новопокровским (1921, 1940а, 1940б), Е. М. Лавренко (1925) и другими исследователями. Они отметили своеобразный характер почв и растительности приазовских степей и дали общее, ландшафтное описание их.

Автор поставил своей задачей дать более детальное описание по современной методике всех сохранившихся в Приазовье (к тридцатым годам) массивов целины. Объектами изучения были 13 степей в различных районах Ростовской области: Аксайская (1400 га) и Тузловская (1200 га) в Аксайском районе, Персияновская конкозаводская (2000 га), Персияновская (2000 га) и Персияновская заповедная (70 га) в Новочеркасском районе, Бурукчунская (1700 га) и Заполосная (1200 га) в Мечётинском районе, Целинская (3500 га) и Ханцульская (500 га) в Целинском районе, Ельмутинская (4000 га) и Красноманычская (2500 га) в Весёловском районе, Фрунзенская (7000 га) и Буденновская (более 20 000 га) в Сальском районе (рис. 1).

Большая часть площади трех последних целин, прилегающих к Манычу, относится к типчаково-ковыльным степям, западная же часть их, расположенная на 2-й террасе Маныча (около 9000 га), может быть отнесена к приазовскому варианту (она описана под названием предманычских степей).

Одни из указанных степей известны в литературе, другие же (Тузловская, Персияновская коннозаводская, Бурукчунская, Заполосная и Ханцульская) описываются впервые.

Изучение производилось в 1936—1941 и 1944—1958 гг. по следующей программе: 1) видовой состав растительности; 2) сезонные смены; 3) основные ассоциации и описание пробных стометровых участков; 4) интразональная растительность; 5) влияние выпаса; 6) физико-географические условия (рельеф и почвы).

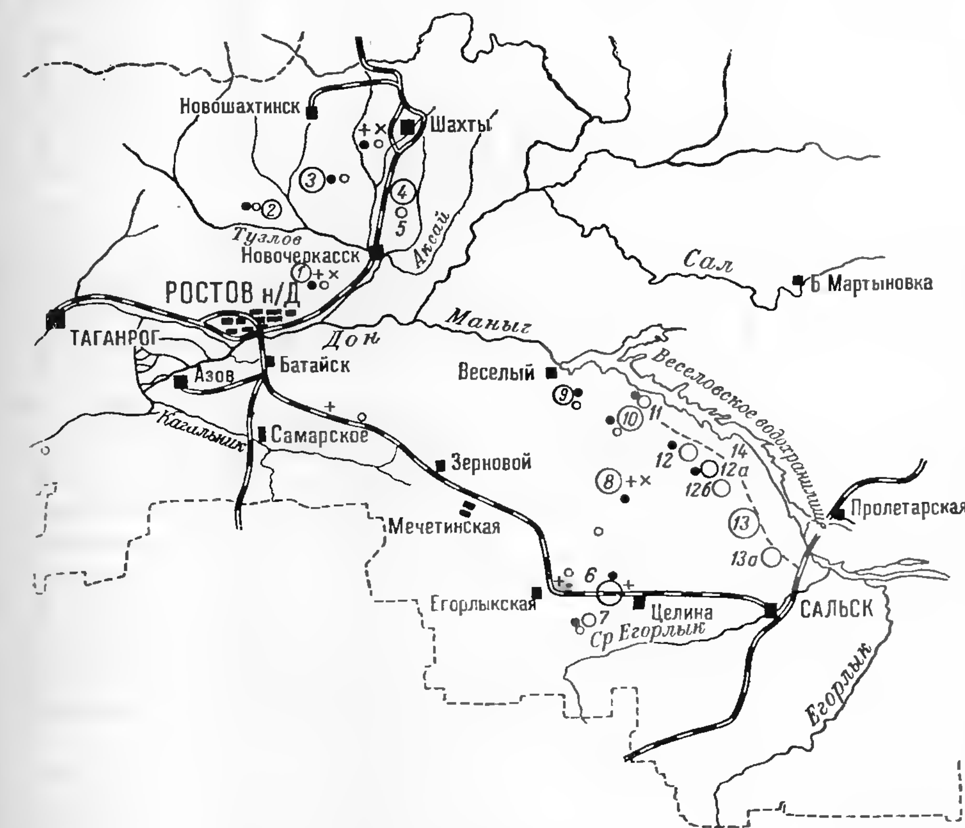


Рис. 1. Степи Донского Приазовья.

1 — Аксайская; *2* — Тузловская; *3* — Персияновская коннозаводская; *4* — Персияновская; *5* — Персияновская заповедная; *6* — Целинская; *7* — Ханцульская; *8* — Бурукчунская; *9* — Заполосная; *10* — Ельмутинская; *11—13а* — Предманычские: *11* — Красноманычская, *12*, *12а*, *12б* — Фрунзенская, *13*, *13а* — Буденновская; *14* — Приманычские. + — *Stipa stenophylla*; X — *Stipa dasyphylla*. — *Adonis wolgensis*; О — *Salvia nutans*.

На каждой степи было заложено от 8 до 50 пробных стометровых участков — всего 234 участка, а на них и вне их около 2400 метровых площадок. Участки изучались по программе, рекомендованной II Всесоюзным ботаническим съездом (в 1926 г.), с изменениями, внесенными Келлером (1931); эта же программа была рекомендована и Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР (Лавренко, 1938).

Фенологические наблюдения велись с марта до ноября. На Аксайской и Тузловской степях в 1938 и 1939 гг. наблюдения были проведены по пятидневкам (весной и летом) и по декадам (осенью). В результате была выяснена смена аспектов и составлены 3 фенологические спектра этих степей (Балаш, 1948).

Исследование степей Приазовья методом пробных участков и стационарные фенологические наблюдения в этих и вообще в донских степях проведены впервые. Так как почти все приазовские степи уже распаханы или сбиты, то исследования автора являются последними.

I. Приазовские степи

1. Общие замечания. По характеру растительности приазовские степи можно разделить на типичные и ксерофитные. Различие между ними выражается в видовом составе растительности и видовой насыщенности.

Многие более влаголюбивые виды, обычные на типичных приазовских степях, на ксерофитных степях переходят в понижения или становятся редкими. Так, в балки и западины переходят: *Poa angustifolia*, *Vicia tenuifolia*, *Onobrychis tanaitica*, *Lathyrus pallescens*, *L. tuberosus*, *Centaurea tanaitica*, *Vinca herbacea*, *Ajuga genevensis* и др.; изреживаются: *Agropyron intermedium*, *A. trichophorum*, *Adonis wolgensis*, *Euphorbia stepposa*, *E. esula*, *Thymus marschallianus*, *Stachys recta*, *Viola ambigua* и многие другие. С другой стороны, на ксерофитных степях появляются некоторые виды, свойственные более сухим типчаково-ковыльным степям: *Agropyron pectiniforme*, *Kochia prostrata*, *Pyrethrum millefoliatum*, *Rindera tetraspis* и др.

Видовая насыщенность на типичных приазовских степях выше, чем на ксерофитных: на первых на 1 кв. м приходится в среднем 20 видов, а на 1 ар 65 видов, на вторых — соответственно 15 и 55 видов.

Типичные приазовские степи занимают центральное Приазовье, а ксерофитные — его восточную часть и азовское побережье. К первому типу относятся степи: Аксайская, Целинская, Бурукчунская, Заполосная и Ханцульская, а ко второму — Тузловская, Персияновские, Ельмутинская и Предманычские.

2. Видовой состав растительности. Всего на приазовских степях, на более или менее ровных местах, найден 251 вид растений (от 167 до 204 видов на каждой степи). Из этого числа однолетников 32 вида (12.7%), двухлетников 25 (10%), многолетних трав 184 (73.3%), кустарников, кустарничков и полукустарничков 11 видов (4.4%).

Злаки. Злаков 19 видов. Из ковылей более или менее широко распространены 3 вида: ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana*), ковыль украинский (*S. ucrainica*) и ковыль тырса (*S. capillata*). Ковыль Лессинга — основной вид (эдификатор) на всех степях донского Приазовья, а ковыль украинский в более или менее значительных количествах отмечен лишь на некоторых степях. В прежние годы количественное соотношение между этими видами было иным. В 1918 г. Залесский писал, что для донских степей наиболее характерен ковыль украинский.[1] В дальнейшем положение сильно изменилось: первое место занял ковыль Лессинга, а ковыль украинский отошел на задний план. Это объясняется, очевидно, усилением выпаса, против которого ковыль украинский менее устойчив (Пачоский, 1917).

На всех степях Приазовья наблюдается определенная закономерность в распределении указанных видов по рельефу: ковыль Лессинга преобладает на водоразделах, южных склонах и верхних частях северных склонов, а ковыль украинский — на нижних частях северных склонов. Это можно объяснить или большей влаголюбивостью ковыля украинского, на которую указывали некоторые исследователи (Пачоский, 1917; Шалыт, 1938), или почвенными особенностями: ковыль Лессинга как хорошо выраженный кальцифил приурочен к более карбонатным почвам, а ковыль украинский — к более выщелоченным (Балаш, 1955).

[1] Он называл его *Stipa tirsa*.

Ковыль тырса распространен на всех степях, однако массовое цветение его наблюдается только после обильных летних дождей — раза два в десятилетие. Отдельными дерновинами встречаются еще 3 вида ковыля: *Stipa pulcherrima*, *S. stenophylla* и *S. dasyphylla* (рис. 1).

Эдификатором, наряду с ковылем Лессинга, является и типчак (*Festuca sulcata*), а на более сбитых местах он выступает на первый план. Часто встречается также келерия (*Koeleria gracilis*).

Из костров обычны 2 вида: *Bromus riparius* и *B. inermis*, из пыреев — *Agropyron intermedium* и *A. trichophorum*, а на более сухих степях встречаются житняки (*A. pectiniforme* и *A. imbricatum*). Мятликов 2 вида: *Poa angustifolia* и *P. bulbosa vivipara* (мятлик луковичный). Второй распространен очень широко, что объясняется влиянием выпаса.

Бобовые. Травянистых бобовых — 28 видов. Наибольшее значение в травостое имеют: люцерна (*Medicago romanica*), вика (*Vicia tenuifolia*), эспарцет (*Onobrychis tanaitica*) и солодка (*Glycyrrhiza glabra*). Люцерна широко распространена на всех степях, вика и эспарцет характерны для западных степей, солодка обычна в Задонье, где образует заросли в понижениях. Из других бобовых можно отметить: *Coronilla varia*, *Astragalus henningii* и *Lathyrus pallescens*.

Кустарники, кустарнички и полукустарнички. Кустарников встречено 9 видов. Из них наиболее часты миндаль (*Amygdalus nana*) и дереза (*Caragana frutex*). Можно отметить также *Prunus spinosa*, *Caragana mollis* и *Calophaca wolgarica*. На более сухих степях встречаются кустарничек *Ephedra distachya* и полукустарничек *Kochia prostrata*.

Разнотравье. Разнотравье на приазовских степях играет довольно видную роль, причем решительно преобладают южные виды. В аспекте имеют значение: шалфей поникший (*Salvia nutans*), шалфей остепненный (*S. tesquicola*), адонис волжский (*Adonis wolgensis*), степной пион, или воронец (*Paeonia tenuifolia*), козлобородник (*Tragopogon brevirostris*), степная астра (*Linosyris villosa*), полынь австрийская, или полынок (*Artemisia austriaca*) и различные «перекати-поле»: катраны (*Crambe tatarica*, *C. pinnatifida*), серпуха (*Serratula xeranthemoides*), качим (*Gypsophila paniculata*), кермек (*Limonium latifolium*), синеголовник (*Eryngium campestre*) и жабрица (*Seseli campestre*).

Шалфей поникший широко распространен в западной части Приазовья, к востоку он быстро редеет и не доходит даже до Манычской долины. Шалфей остепненный растет на всех степях и идет далеко на восток (за Маныч и Сал). Адонис волжский доходит только до Манычской долины (рис. 1). Степной пион и козлобородник обычны на некоторых задонских степях (Целинской и Бурукчунской). Степная астра и полынок распространены преимущественно на сбоях.

Кроме того, более или менее заметную роль во время цветения играют и многие другие виды: *Achillea setacea*, *A. nobilis*, *Asperula galioides*, *Centaurea tanaitica*, *Cephalaria uralensis*, *Clematis pseudoflammula*, *Euphorbia stepposa*, *E. seguieriana*, *E. esula*, *Ferula campestris*, *Galium ruthenicum*, *Goniolimon tataricum*, *Iris pumila*, *Linum austriacum*, *Nepeta parviflora*, *Phlomis pungens*, *Scabiosa ochroleuca*, *Stachys recta*, *Taraxacum serotinum*, *Thymus marschallianus*, а на некоторых степях риндера (*Rindera tetraspis*) и ромашник (*Pyrethrum millefoliatum*).

Эфемеры и эфемероиды. Из эфемеров наиболее часты *Alyssum desertorum*, *Holosteum umbellatum* и *Veronica verna*. Из эфемероидов, кроме отмеченного выше мятлика луковичного, широко распространены

Gagea pusilla и *Ornithogalum gussonei*, на некоторых степях встречаются также *Crocus reticulatus*, *Tulipa schrenkii* и др.

Мхи и низшие растения. На всех степях обычны: *Tortula ruralis* и *Stratonostoc commune*, реже встречается *Cladonia foliacea*. Весной и осенью появляются грибы: шампиньон (*Psaliota* sp.) и гастеромицеты.

Для более точной характеристики видового состава растительности различных степей автор предлагает метод «среднего ара». Для каждой степи составляется список наиболее распространенных растений (имеющих высокий процент встречаемости). Число видов, включаемых в список, равно средней видовой насыщенности данной степи на 1 ар. Для каждого вида выводится средняя оценка обилия (по Друде). Такие списки дают возможность более объективно и, следовательно, более точно сравнивать видовой состав растительности разных степей.

Для примера ниже приводятся списки растений среднего ара двух степей: Целинской — типичной приазовской степи и Персияновской коннозаводской — более ксерофитной (табл. 1).

Сравним видовой состав растительности приазовских и соседних с ними более увлажняемых придонецких степей. В Приазовье, в плакорных условиях, отсутствует более 30 видов, свойственных степям придонецкого варианта: *Stipa rubentiformis*, *Phleum phleoides*, *Hierochloa odorata*, *Carex supina*, *C. melanostachya*, *Astragalus pubiflorus*, *Trifolium alpestre*, *T. ambiguum*, *T. montanum*, *Agrimonia eupatoria*, *Allium decipiens*, *Anemone pratensis*, *A. silvestris*, *Artemisia pontica*, *Aster amelloides*, *Barbarea vulgaris*, *Betonica officinalis*, *Campanula glomerata*, *Daucus carota*, *Euphorbia sareptana*, *Inula hirta*, *Knautia arvensis*, *Libanotis intermedia*, *Pimpinella saxifraga*, *Podanthum canescens*, *Ranunculus polyanthemus*, *Scorzonera hispanica*, *S. purpurea*, *Serratula radiata*, *Veronica chamaedrys* и др. Некоторые виды становятся очень редкими: *Stipa dasyphylla*, *S. stenophylla*, *Echium rubrum*, *Pedicularis kaufmannii* и пр. С другой стороны, в Приазовье появляются некоторые новые виды, отсутствующие в придонецких степях: *Astragalus asper*, *A. henningii*, *Glycyrrhiza glabra*, *Herniaria incana*, *Trinia hispida*, *Tulipa schrenkii* и др.

3. Основные ассоциации. 1) Stipa lessingiana+Festuca sulcata+южное разнотравье. Основная ассоциация на всех степях Приазовья.

2) Stipa lessingiana+Stipa ucrainica+Festuca sulcata+южное разнотравье. На большинстве степей (кроме Бурукчунской, Целинской и Ханцульской). Приурочена к северным склонам и слабым понижениям (с более выщелоченными почвами).

3) Stipa lessingiana+Stipa capillata+Festuca sulcata+южное разнотравье. На всех степях, на многих занимала довольно большие площади, по-видимому, в связи с усилением выпаса.

4) Stipa lessingiana+Festuca sulcata+Salvia nutans.

Крупными островами на всех степях правого берега Дона (кроме Персияновского заповедника) и двух задонских степей (Заполосной и Ханцульской). Приурочена к более карбонатным почвам (водоразделы, южные склоны).

5) Stipa lessingiana+Festuca sulcata+Salvia tesquicola. На некоторых задонских степях, по ложбинам.

6) Stipa lessingiana+Festuca sulcata+Medicago romanica. На Тузловской, Персияновских — коннозаводской и заповедной, Целинской, Заполосной, Ханцульской и Ельмутинской степях. В слабых понижениях и ложбинах.

7) Stipa lessingiana+Festuca sulcata+Vicia tenuifolia.

На Целинской, Бурукчунской и Заполосной степях. Островами в понижениях.

ТАБЛИЦА 1

Список растений среднего ара Целинской и Персияновской коннозаводской степей, оценки обилия по Друде

Растения	Обилие		Растения	Обилие	
	Целинская степь[1]	Персияновская степь[1]		Целинская степь[1]	Персияновская степь[1]
Злаки					
Stipa lessingiana	cop.$_3$	cop.$_2$	*Falcaria vulgaris*	sol.	sol.
S. ucrainica	—	sol.	*Ferulago campestris*	»	—
S. pulcherrima	sol.	—	*Galium ruthenicum*	»	—
S. capillata	sp.	sol.	*Goniolimon tataricum*	»	sol.
Festuca sulcata	cop$_2$	cop.$_2$	*Gypsophila paniculata*	—	»
Koeleria gracilis	sp.	sol.	*Holosteum umbellatum*	sol.	—
Bromus inermis	sol.	»	*Inula germanica*	—	sol.
B. riparius	»	»	*Iris pumila*	sol.	—
B. squarrosus	»	—	*Jurinea arachnoidea*	»	—
Agropyron pectiniforme	»	sol.	*J. multiflora*	»	—
Poa angustifolia	»	—	*Limonium latifolium*	»	sol.
P. bulbosa vivipara	sp.	sol.	*Linaria biebersteinii*	—	»
Бобовые			*Linosyris villosa*	sol.	—
			Linum austriacum	—	sol.
Astragalus austriacus	—	sol.	*Marrubium praecox*	sol.	—
A. dolichophyllus	sol.	—	*Meniocus linifolius*	»	sol.
A. pallescens	—	sol.	*Nepeta parviflora*	»	»
Coronilla varia	sol.	»	*Odontites serotina*	»	—
Medicago romanica	sp.	sp. gr.	*Ornithogalum gussonei*	»	—
Onobrychis tanaitica	sol.	—	*Orthantha lutea*	—	sol.
Vicia tenuifolia	sol. gr.	—	*Phlomis tuberosa*	sol.	»
Кустарники			*Plantago lanceolata*	»	—
			P. stepposa	—	sol.
Amygdalus nana	sol.	sol.	*Potentilla recta*	sol.	—
Caragana frutex	sol. gr.	»	*Pyrethrum millefoliatum*	—	sol. gr.
Разнотравье			*Ranunculus illyricus*	sol.	—
			Salvia nutans	—	cop.
Achillea nobilis	—	sol.	*S. tesquicola*	sp. gr.	sol.
A. setacea	sol.	»	*Scabiosa ochroleuca*	sol.	—
Adonis wolgensis	»	»	*Serratula xeranthemoides*	»	sol.
Alyssum desertorum	»	»	*Seseli campestre*	»	»
Arenaria procera	—	»	*Silene densiflora*	—	»
A. serpyllifolia	sol.	»	*S. wolgensis*	sol.	—
Artemisia austriaca	»	sol. gr.	*Sisymbrium polymorphum*	—	sol.
Asperula galioides	sol.	sol.	*Stachys recta*	sol.	sol.
A. humifusa	—	»	*Taraxacum erythrospermum*	»	—
Camelina microcarpa	sol.	—	*Thalictrum minus*	»	sol.
Cardaria draba	—	sol.	*Thesium ramosum*	—	»
Carduus hamulosus	—	»	*Thlaspi perfoliatum*	sol.	—
Centaurea diffusa	sol.	—	*Thymus marschallianus*	»	—
C. tanaitica	»	—	*Tragopogon brevirostris*	sp.	—
Cephalaria uralensis	»	—	*Verbascum orientale*	—	sol.
Convolvulus arvensis	»	sol.	*V. phoeniceum*	sol.	—
Crambe pinnatifida	»	—	*Veronica austriaca*	»	sol.
C. tatarica	»	sol.	*V. verna*	»	»
Draba nemorosa	»	»	*Vinca herbacea*	»	—
Erysimum canescens	—	sp. gr.	*Viola arvensis*	»	sol.
Euphorbia esula	sol.	sol.			
E. seguieriana	»	—	Всего	69	57
E. stepposa	»	sol.	Общих видов — 35		

[1] Список видов первой степи составлен на основании данных 12, а второй — 18 пробных стометровых участков.

8) Stipa ucrainica+Festuca sulcata+южное разнотравье. На Аксайской, Персияновских, Заполосной и Ельмутинской степях. Небольшие площади на северных склонах и в слабых понижениях.

9) Festuca sulcata+Stipa lessingiana+южное разнотравье. На всех степях, на умеренно сбитых участках.

10) Festuca sulcata+южное разнотравье. Более сбитые выпасы на всех степях.

11) Caragana frutex+южное разнотравье. Островками на сбитых выпасах (Тузловская, Целинская, Персияновская степи).

12) Glycyrrhiza glabra+южное разнотравье. На Бурукчунской и Ханцульской степях. Островками в понижениях.

4. Видовая насыщенность. На типичных приазовских степях на 1 кв. м проходится в среднем 19.6 вида, а на 1 ар 66.1, на ксерофитных же степях на 1 кв. м приходится 14.7, а на 1 ар — 53.6 вида (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Видовая насыщенность приазовских степей

Степи	Число видов на 1 кв. м			Число видов на 1 ар		
	наименьшее	наибольшее	среднее	наименьшее	наибольшее	среднее
I. Типичные приазовские						
Аксайская	12	33	22.2	57	81	68.5
Бурукчунская	13	32	21.6	62	75	68.0
Целинская	13	27	19.5	59	79	69.3
Ханцульская	10	23	16.7	53	73	61.2
Заполосная	11	23	17.9	55	73	63.6
Территория в целом	10	33	19.6	53	81	66.1
II. Ксерофитные приазовские						
Тузловская	8	27	16.2	41	68	55.1
Персияновская коннозаводская	8	26	13.6	49	73	57.1
Персияновская	8	21	12.6	40	58	51.0
Персияновская заповедная	9	25	14.9	41	66	54.9
Ельмутинская	9	30	15.7	43	67	55.7
Предманычскпе	8	22	14.5	37	58	47.9
Территория в целом	8	30	14.7	37	73	53.6

Для сравнения можно указать, что на курских степях (Стрелецкая степь) на 1 кв. м приходится 61 вид, на 1 ар 118, на воронежских (Хрипунская степь) соответственно 21 и 66, на старобельских (Украина) 25 и 60, на асканийских (Украина) 12 и 30, на сальских (Дон) 12—15 и 30 видов.

По видовой насыщенности типичные приазовские степи аналогичны некоторым воронежским степям и приближаются к старобельским и значительно богаче, чем Аскания-Нова и сальские степи.

5. Структура травостоя. Высота дерновин выражается обычно следующими величинами: метелки ковылей (в мае—июне) — 40—50 см, листья их — 25—30, метелки типчака (в мае—июне) — 25—35, листья типчака — 10—25, побеги тырсы (в июле—августе) — 70—80 см (рис. 2).

Средняя высота зарослей некоторых других видов: люцерны 40—50 см, вики 50—60, солодки 50—60, дерезы 50—60, шалфея остепненного 50—60, шалфея поникшего 90—100 см.

Наиболее рослые растения достигают следующей высоты: *Phlomis tuberosa* 165 см, *Stipa capillata* 150, *Salvia nutans* 150, *Tragopogon brevirostris* 120, *Asparagus polyphyllus* 120, *Silene wolgensis* 115, *Crambe tatarica* 110, *Silene densiflora* 110, *Bromus riparius* 105, *Verbascum lychnitis* 105 см.

Густота травостоя (общее покрытие) — 80—100%, задернение — от 8.6 до 14.8%, в среднем 10%. Число дерновин злаков на 1 кв. м на типичных приазовских степях составляет в среднем 100, а на ксерофитных 78 (табл. 3, рис. 3).[1]

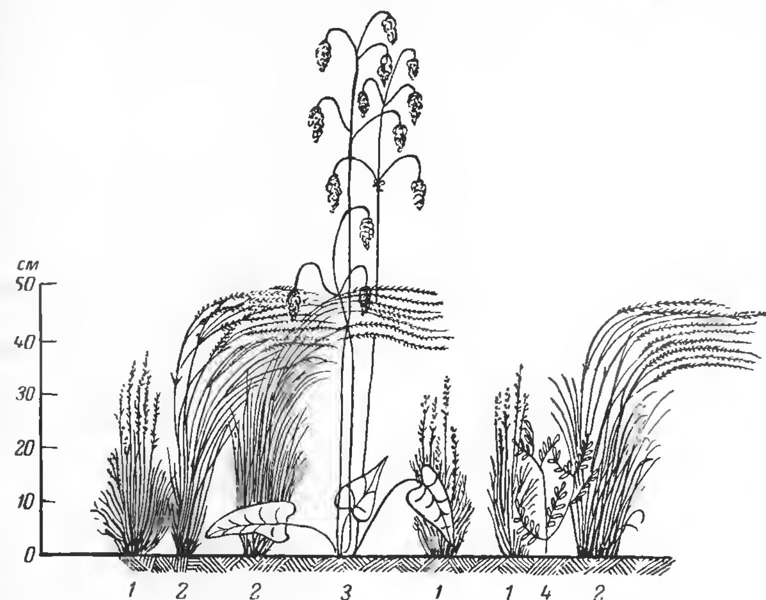


Рис. 2. Вертикальная проекция растительности на Заполосной степи (7 VI 1941).

1 — *Festuca sulcata;* 2 — *Stipa lessingiana;* 3 — *Salvia nutans;* 4 — *Astragalus austriacus.*

6. Весовой учет травостоя. Средний вес сена с 1 кв. м на типичных приазовских степях (на ковыльных участках) составлял около 170 г (с колебаниями средних величин на отдельных массивах от 140 до 225 г), а на ксерофитных 135 г (с колебаниями средних величин от 95 до 237). На участках с бобовыми вес сена доходил до 365 г с 1 кв. м.

Ботанический состав сена характеризуется следующими средними величинами. На типичных приазовских степях: злаков 85%, бобовых 2.5, разнотравья 12, кустарников 0.5%; на ксерофитных степях: злаков 90% бобовых 1.8, разнотравья 8, кустарничков 0.2%.

Сена собиралось 5—7 ц с га, а в более благоприятные годы до 12 ц, в настоящее же время почти все остатки приазовских степей служат выпасами.

7. Смена аспектов. 1) Ранневесенняя фаза (15 III—1 IV). По выходе из-под снега степи имеют монотонно-бурый, безжизненный вид.

[1] Процент задернения и число дерновин устанавливались по горизонтальным проекциям растений.

Общий бурый тон их сохраняется более месяца. На почве в этот период выделяются дерновинки мха, пленки ностока и слоевища кладонии.

2) Средневесенняя фаза (1 IV—25 IV). С конца марта на бурой равнине цветут бледно-лиловые крокусы (*Crocus reticulatus*), золотистые гусиные луки (*Gagea pusilla*) и желтые островки горицвета (*Adonis wolgensis*). Позже зацветают синие степные фиалки (*Viola ambigua*), а за ними фиолетовые и желтые ирисы (*Iris pumila*). Мелкие эфемеры (*Holosteum umbellatum*, *Cerathocephalus orthoceras* и др.) образуют местами на почве белые и желтые пятна.

На некоторых степях во 2-й половине апреля цветут крупные сизые острова риндеры (*Rindera tetraspis*), лимонно-желтые островки *Astragalus henningii* и яркие, различной окраски тюльпаны (*Tulipa schrenkii*).

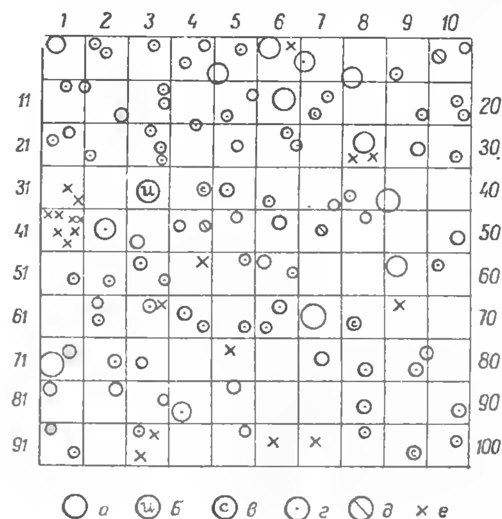


Рис. 3. Горизонтальная проекция растительности на Заполосной степи (7 VI 1941). Дерновин ковыля Лессинга 25; ковыля украинского 1; ковыля тырсы 3; типчака 64; келерии 1; всего 94; экземпляров шалфея поникшего 20. Задернение 10.4%.

а — Stipa lessingiana; б — S. ucrainica; в — S. capillata; г — Festuca sulcata; д — Koeleria gracilis; е — Salvia nutans.

3) Поздневесенняя фаза (25 IV—20 V). Общий фон степей уже зеленый. В конце апреля—начале мая по балкам цветут кусты терна (*Prunus spinosa*). На зеленом фоне степей выделяются розовые кустики миндаля (*Amygdalus nana*), белые звездочки *Ornithogalum gussonei*, желтые корзинки *Scorzonera mollis*, темно-синие цветки барвинка (*Vinca herbacea*) и синие кисти *Ajuga orientalis*.

Несколько позже зацветают ярко-желтые «острова» дерезы (*Caragana frutex*), светло-желтые островки чины (*Lathyrus pallescens*), фиолетовый *Verbascum phoeniceum*, голубая *Veronica austriaca*, лазоревая *Ajuga genevensis* и пестрый краснокорень (*Onosma polychromum*). На некоторых степях цветут крупные огненно-красные степные пионы (*Paeonia tenuifolia*), а в понижениях — голубые ковры незабудок (*Myosotis suaveolens*). В подседе цветут более поздние эфемеры (*Alyssum desertorum*, *Veronica verna*). В этот же период развивается мятлик луковичный.

4) Раннелетняя фаза (20 V—15 VI). Приблизительно 20 мая начинается массовое цветение основных перистых ковылей (ковыля Лессинга и украинского), и степи затягиваются белой пеленой (рис. 4 и 5). Зацветают и другие злаки: типчак, келерия, мятлик (*Poa angustifolia*) и костер (*Bromus riparius*).

Белый покров ковылей усеян яркими пятнами цветущего разнотравья и бобовых. Наиболее заметны большие темно-синие острова шалфея поникшего, лиловые островки вики, крупные белые шары катранов и лимонно-желтые пятна козлобородника (*Tragopogon brevirostris*).

Выделяются белые соцветия *Asperula galioides*, *Stachys recta* и подорожников *Plantago stepposa* и *P. lanceolata*. Цветут *Silene densiflora* и *Melandrium viscosum*, а по западинам — *Filipendula hexapetala* и *Trifolium ambiguum*. Цветут светло-синие шары *Nepeta parviflora*, синие корзинки *Centaurea tanaitica*, в полном цвету голубой лен (*Linum austriacum*). Продолжают цвести *Veronica austriaca*, *Ajuga genevensis* и *Verbascum phoeniceum*.

ТАБЛИЦА 3

Среднее число дерновин и средний процент задернения на приазовских степях

Степи	*Stipa lessingiana*	*Stipa ucrainica*	*Stipa pulcherrima*	*Stipa capillata*	*Festuca sulcata*	*Koeleria gracilis*	Всего дерновин	% задернения
I. Типичные приазовские								
Аксайская	44.8	15.5	—	17.6	78.1	9.5	165.5	14.8
Бурукчунская	23.7	0.3	—	8.7	57.3	10.7	100.7	12.8
Целинская	33.2	0.1	0.1	4.6	41.4	6.1	85.5	10.0
Хапульская	23.0	—	—	7.2	38.2	2.4	70.8	9.2
Заполосная	30.0	1.2	—	12.9	30.1	3.4	77.6	9.8
Среднее	31.0	3.4	—	10.2	49.0	6.4	100.0	10.8
II. Ксерофитные приазовские								
Тузловская	33.7	3.9	—	17.0	47.9	4.7	107.2	10.5
Персияновская коннозаводская	43.1	3.8	—	1.4	25.4	2.8	76.5	11.0
Персияновская	25.4	2.1	—	1.0	57.6	2.8	88.9	12.2
Персияновская заповедная	21.3	3.3	—	6.0	48.3	2.7	81.6	11.2
Ельмугинская	24.7	3.1	0.2	8.9	34.7	3.1	74.7	8.9
Предманычские	18.6	2.0	0.1	10.4	32.3	1.8	65.2	8.6
Среднее	25.5	2.7	0.1	8.2	38.9	2.7	78.1	10.0

Часты желто-зеленые островки молочаев (*Euphorbia stepposa*, *E. seguieriana* и др.). Встречаются желтые соцветия лапчаток (*Potentilla recta*, *P. argentea*), *Erysimum canescens*, *Thalictrum minus*, *Astragalus asper* и *Asparagus polyphyllus*. Продолжают цвести бледно-желтые островки чивы и побеги краснокорня. На некоторых степях зацветает ярко-желтый ромашник (*Pyrethrum millefoliatum*).

Цветут красные корзинки *Carduus hamulosus*, малиновые корзинки *Jurinea arachnoidea* и пурпурные кисти *Lathyrus tuberosus*. Зацветают розоватые муговки *Phlomis tuberosa*. В подседе много бледно-розовых цветков чабреца *Thymus marschallianus*.

5) Среднелетняя фаза (15 VI—15 VII). В середине июня перистые ковыли осыпают плоды, и белая пелена их исчезает. Несколько ранее отцветают типчак, келерия, костер береговой и шалфей поникший.

Во 2-й половине июля степи представляют пеструю картину: отцветшие стебли злаков уже буреют, но их буреющий фон усеян еще яркими пятнами цветущих двудольных. Выступают большие синие пятна шалфея остепненного, желтые заросли люцерны и розовые островки эспарцета. Цветут шары перекати-поле: светло-розовой серпухи (*Serratula xeranthemoides*), голубоватого качима (*Gypsophila paniculata*) и красного железняка (*Phlomis pungens*).

Выделяются желтые пятна *Galium ruthenicum*. Цветут желтые островки девясилов (*Inula oculus christi*, *I. germanica*, *I. cordata*), корзинки *Centaurea orientalis* и *Senecio jacobaea*, метелки коровяков (*Verbascum orientale*,

V. lychnitis) и зеленоватые зонтики *Ferulago campestris*. Продолжают цвести лапчатки, василистник, островки молочаев, корзинки козлобородника и ромашника.

Цветут синеватые кисти солодки и синие колосья вероники (*Veronica spicata*), продолжает цвести голубой лен.

Выделяются белые островки ломоноса (*Clematis pseudoflammula*) и тысячелистников (*Achillea setacea*, *A. nobilis*), встречаются белые соцветия *Silene wolgensis* и *Dianthus lanceolatus*. Цветут синевато-белые зонтички *Coronilla varia* и сухие соцветия *Goniolimon tataricum*. Продолжают еще цвести катраны, подорожники, *Asperula galioides* и *Stachys recta*.

Цветут красные корзинки *Centaurea scabiosa*, розовые корзинки *Jurinea multiflora* и *Centaurea trinervia*. Продолжается цветение *Phlomis tuberosa*, *Carduus hamulosus* и *Thymus marschallianus*.

Из злаков в этот период цветут дерновины *Stipa stenophylla*, побеги *Bromus inermis* и пырей, но заметной роли в травостое они не играют.

В начале июля листья злаков подсыхают и буреют. Отцветает и основная масса разнотравья, степи быстро теряют свой пестрый наряд и принимают бурый вид. Более сбитые места становятся серыми от массы побегов полыни. Цветут уже немногие виды, лишь слегка оживляющие картину.

6) Позднелетняя фаза (15 VII—1 IX). В середине июля начинается полное цветение ковыля тырсы. В годы с дождливым летом тырса цветет в значительном количестве и придает степям местами золотисто-зеленую окраску, в сухие же годы она развивается плохо и мало заметна.

Вместе с тырсой цветут шары поздних перекати-поле: беловатого резака *Falcaria vulgaris*, серо-зеленого *Eryngium campestre* и лилового кермека *Limonium latifolium*, позже зацветает белая жабрица (*Seseli campestre*). Более ранние перекати-поле уже засохли и перекатываются ветром.

Цветут светло-желтые головки *Scabiosa ochroleuca*, кремовые головки *Cephalaria uralensis*, желтые кисти льнянок (*Linaria biebersteinii*, *L. genistifolia*) и корзинки одуванчика *Taraxacum serotinum*. Встречаются розовые цветки *Dianthus campestris* и белые *Asperula cynanchica*.

В конце августа зацветают последние растения: степная астра (*Linosyris villosa*), ленок (*L. vulgaris*) и полынь (*Artemisia austriaca*).

7) Раннеосенняя фаза (1 IX—1 X). Степь бурая. Цветут немногие виды: одуванчики, степная астра, ленок и полынь. Продолжают цвести кермек, жабрица, скабиоза, цефалярия, льнянки, гвоздика и др.

8) Позднеосенняя фаза (с 1 X до выпадения снега). Доцветают последние растения. Перекатываются шары поздних перекати-поле. Осенние дожди несколько оживляют степи: снова становятся заметными дерновинки мха и низшие растения, появляется молодая зелень у некоторых трав, особенно у мятлика луковичного, и всходы озимых однолетников. Однако общий фон степей остается по-прежнему бурым и мертвым, так как количество молодой зелени незначительно, особенно в сухие годы. Только на сбитых выпасах, где много дерновинок мятлика, позеленение более заметно. В таком виде степи в конце ноября—в декабре уходят под снег.[1]

8. Данные фенологических спектров. Анализ фенологических спектров Аксайской и Тузловской степей, а также многолетние фенологические наблюдения автора на других степях Приазовья дают возможность сделать ряд выводов о ходе зацветания и цветения приазовских степей (рис. 6).

1) Максимум зацветания степей приходится на май, а максимум цветения на июнь.

[1] Описанную здесь смену аспектов в настоящее время можно наблюдать на Персияновских степях.



Рис. 4. Персияновская заповедная степь (8 VI 1956). Фон образует *Stipa lessingiana*.



Рис. 5. Персияновская степь (8 VI 1956). Фон образует *Stipa lessingiana*

2) Зацветание происходит отдельными вспышками. Кривая его характеризуется несколькими максимумами.

3) Число цветущих видов сначала непрерывно возрастает, достигает максимума во 2-й декаде июня, а затем непрерывно уменьшается — сначала (в июле) быстро, а затем (с августа до ноября) очень медленно. Кривая цветения имеет один максимум (во 2-й декаде июня).

4) Кривые зацветания разных лет очень сходны, а кривые цветения почти совпадают, даже если метеорологические условия неодинаковы. Наблюдения показали, что это относится ко всем степям донского Приазовья.

5) Весной сроки зацветания и цветения растений в некоторые годы значительно (дней на 10 и более) передвигаются, но затем, со 2-й половины мая, обычно выравниваются. Таким образом, большинство степных растений цветет в разные годы примерно в одинаковые сроки.

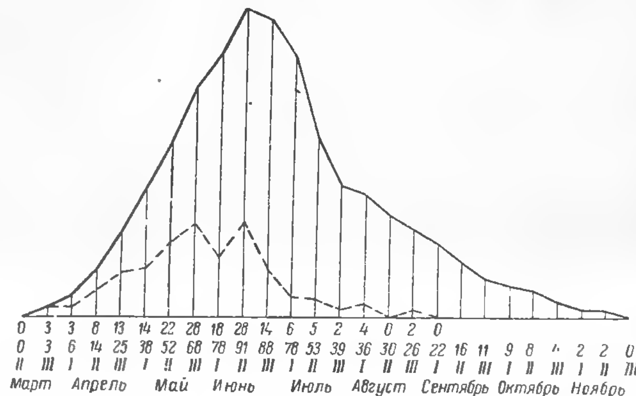


Рис. 6. Кривые зацветания и цветения растений Аксайской степи по декадам (1938 г.).

Нижняя линия — кривая зацветания; *верхняя линия* — кривая цветения. *1-й ряд чисел* (сверху) — количество зацветающих видов; *2-й ряд чисел* — количество цветущих видов. *Римские цифры* — декады месяцев.

6) Летний перерыв вегетации, который некоторые авторы считают характерным для степей, в приазовских степях почти не выражен. Замирание степей идет непрерывно с июля до конца вегетации. Ни увеличения числа цветущих видов, ни заметного позеленения степей осенью не происходит.

7) Можно полагать, что данные феноспектров степей Приазовья приложимы и к другим степям Нижнего Дона, а также южной Украины.

II. Приманычские степи

1. Общие замечания. Приманычские типчаково-ковыльные степи занимают 1-ю надпойменную террасу Маныча и тянутся на протяжении 70 км от хутора Показательного (Веселовского района) до разъезда Маныч (на линии Сальск—Сталинград). От соседних приазовских степей они отличаются более бедным видовым составом растительности, меньшей видовой насыщенностью и намечающейся, слабо выраженной комплексностью почв и растительного покрова. Здесь исчезают многие более влаголюбивые виды: *Adonis wolgensis*, *Ajuga orientalis*, *Centaurea tanaitica*, *C. trinervia*, *Clematis pseudoflammula*, *Inula cordata*, *Linaria biebersteinii*, *Viola ambigua* и др.; ряд видов переходит в понижения. Появляются некоторые более ксерофильные виды: *Artemisia lercheana*, *Carex uralensis*, *Limonium sareptanum*, *Pyrethrum achilleifolium* и др.

Растительный комплекс слагается из трех основных элементов: типчаково-ковыльной степи, растительности солонцов и растительности западин. Днища балок заняты полынно-солянковой растительностью.

2. Видовой состав растительности. Всего в приманычской полосе отмечено 188 видов: однолетников 27 видов (15%), двулетников 19 видов (10.2%), многолетних трав 133 вида (69.5%), кустарников, кустарничков и полукустарничков 9 видов (4.8%).

Злаки. Злаков 17 видов. Из ковылей наиболее распространены ковыль Лессинга и ковыль тырса, реже — ковыль украинский, отдельными дерновинами встречается *Stipa pulcherrima*. Распределение ковылей Лессинга и украинского по рельефу такое же, что и в приазовских степях. Типчак является эдификатором, подобно ковылю Лессинга, в полосе, непосредственно прилегающей к берегу Маныча, где выпас сильнее, а также на солонцах он играет в травостое основную роль. Широко распространена также келерия.

Из костров довольно обычны *Bromus riparius* и *B. squarrosus*, и гораздо реже встречается *B. inermis*. Из видов пырея обычен *Agropyron pectiniforme*. Из мятликов широко распространен *Poa bulbosa vivipara*.

Бобовые. Бобовых отмечено 18 видов. Наибольшие площади занимает солодка *Glycyrrhiza glabra*, образующая заросли в понижениях. Довольно широко распространена также люцерна *Medicago romanica*, особенно по ложбинам.

Кустарники, кустарнички и полукустарнички. Из кустарников можно отметить миндаль *Amygdalus nana*, из кустарничков — *Ephedra distachya*, из полукустарничков обычна *Kochia prostrata*.

Разнотравье. Значение в образовании аспекта имеют следующие виды: *Pyrethrum millefoliatum*, *Linosyris villosa*, *Limonium sareptanum* и *Artemisia austriaca* (на сбитых местах), а также некоторые перекати-поле: *Crambe tatarica*, *Serratula xeranthemoides* и *Limonium latifolium*.

Из других видов, играющих более или менее заметную роль в ландшафте во время цветения, можно отметить: *Achillea nobilis*, *Galium ruthenicum*, *Iris pumila*, *Linum austriacum* и перекати-поле: *Crambe pinnatifida*, *Eryngium campestre*, *Goniolimon tataricum*, *Gypsophyla paniculata*, *Nepeta parviflora* и *Seseli campestre*.

Эфемеры и эфемероиды играют более значительную роль, чем в приазовских степях. Из эфемеров наиболее распространены: *Alyssum desertorum*, *Erophila verna*, *Holosteum umbellatum* и *Veronica verna*, а из эфемероидов — *Gagea pusilla*, *Geranium tuberosum*, *Ornithogalum gussonei*, *Tulipa schrenkii* и *Valeriana tuberosa*. Особенно заметную роль играет тюльпан *Tulipa schrenkii*.

Мхи и низшие растения — те же, что и в приазовских степях (табл. 4).

3. Основные ассоциации. В приманычской полосе можно выделить следующие ассоциации:

1) Stipa lessingiana + Festuca sulcata + южное разнотравье. Занимает наибольшие площади на всех степях.

2) Stipa lessingiana + Stipa ucrainica + Festuca sulcata + южное разнотравье. На всей территории, кроме Красноманычской степи. Небольшие площади в слабых понижениях.

3) Stipa lessingiana + Stipa capillata + Festuca sulcata + южное разнотравье. На всех степях. Значительные площади на несколько сбитых местах.

4) Festuca sulcata + южное разнотравье. На всех степях. Значительные площади на более сбитых местах и солонцах.

ТАБЛИЦА 4

Список 42 видов растений среднего ара в приманычской полосе, оценки обилия по Друде

Растения	Обилие	Растения	Обилие
Злаки			
Stipa lessingiana	cop.1	*Allium pulchellum*	sol.
S. ucrainica	sp.	*Alyssum desertorum*	»
S. capillata	»	*Androsace elongata*	»
Festuca sulcata	cop.2	*Arenaria serpyllifolia*	»
Koeleria gracilis	sp.	*Artemisia austriaca*	sp.
Bromus riparius	sol.	*Dianthus lanceolatus*	sol.
B. squarrosus	»	*Erophila verna*	»
Agropyron pectiniforme	»	*Euphorbia leptocaula*	»
Poa bulbosa vivipara	sp.	*Falcaria vulgaris*	»
Осоки		*Goniolimon tataricum*	»
		Holosteum umbellatum	»
Carex praecox	sol.	*Iris pumila*	»
Бобовые		*Lepidium perfoliatum*	»
		Limonium latifolium	»
Astragalus dolichophyllus	sol.	*L. sareptanum*	»
Glycyrrhiza glabra	»	*Linosyris villosa*	sol. gr.
Medicago romanica	»	*Linum austriacum*	sol.
Trifolium arvense	»	*Phlomis pungens*	»
Vicia villosa	»	*Ph. tuberosa*	»
Полукустарнички		*Potentilla argentea*	»
		Pyrethrum millefoliatum	sol. gr.
Kochia prostrata	sol.	*Salvia tesquicola*	sol.
Разнотравье		*Serratula xeranthemoides*	»
		Sisymbrium polymorphum	»
Achillea nobilis	sol.	*Veronica verna*	»

5) Festuca sulcata + Linosyris villosa. Встречается островками на сбитых участках и солонцах.

6) Festuca sulcata + Pyrethrum millefoliatum. На солонцах.

7) Glycyrrhiza glabra + Festuca sulcata + южное разнотравье. На всех степях, в понижениях.

8) Glycyrrhiza glabra + южное разнотравье. Островками в более глубоких понижениях. На всех степях.

4. Видовая насыщенность. На плакорных незасоленных местах в приманычской полосе на 1 кв. м приходится от 7 до 13, в среднем 12.2 вида, а на 1 ар от 30 до 48 видов, в среднем 42.5 вида (табл. 5). Таким образом, видовая насыщенность на 1 кв. м приманычских степей такая же, как и других степей того же типа (сальских и причерноморских), но видовая насыщенность на 1 ар здесь значительно выше.

5. Структура травостоя. Высота ковыльного и типчакового покрова в приманычских степях обычно та же, что и в приазовских, но в засушливые годы, которые здесь бывают чаще, высота ковылей составляет только 15—20 см и даже менее.

Средняя высота зарослей люцерны 40—45 см, солодки 70—80, ромашника 25—40, степной астры 20—30 см.

Наиболее рослые растения достигают следующей высоты: *Silene wolgensis* 103 см, *Bromus riparius* 102, *Sisymbrium polymorphum* 88, *Glycyrrhiza glabra* 80, *Erysimum canescens* 80 см.

Густота травостоя (общее покрытие) на ковыльных участках 60—100%, на солонцах 40—60, задернение в среднем 8—10%.

ТАБЛИЦА 5

Видовая насыщенность приманычских степей

Степи	Число видов на 1 кв. м			Число видов на 1 ар		
	наименьшее	наибольшее	среднее	наименьшее	наибольшее	среднее
I. Плакорная (типчаково-ковыльная)						
Красноманычская	8	18	12.2	37	44	41.7
Фрунзенская	7	17	11.8	39	48	44.0
Буденновская	8	10	12.7	30	47	41.7
Территория в целом	7	18	12.2	30	48	42.5
II. Понижения (западины)						
Красноманычская	10	22	16.1	50	59	54.5
Фрунзенская	10	19	14.4	53	53	53.0
Буденновская	15	23	19.0	51	66	63.0
Территория в целом	10	23	16.5	50	66	56.8
III. Солонцы						
Буденновская степь	7	12	8.5	16	28	22.5

Число дерновин злаков на 1 кв. м в среднем 63 (табл. 6).

6. Весовой учет травостоя. Средний вес сена с 1 кв. м составлял около 95 г (с колебаниями средних величин от 85 до 100 г). На участках с люцерной вес сена достигал 160 г.

ТАБЛИЦА 6

Среднее число дерновин и процент задернения на приманычских степях (на ковыльных участках)

Степи	*Stipa lessingiana*	*Stipa ucrainica*	*Stipa capillata*	*Festuca sulcata*	*Koeleria gracilis*	Всего дерновин	% задернения
Красноманычская	14.0	—	9.8	54.2	—	78.0	9.7
Фрунзенская	20.8	0.4	7.8	18.0	2.4	49.4	7.8
Буденновская	12.1	4.2	12.6	30.0	3.2	62.1	8.4
Среднее	15.6	1.5	10.7	34.7	1.9	63.2	8.6

Состав сена характеризовался следующими средними цифрами: злаков 94.8%, бобовых 1.2, разнотравья 4.8%. Сена собирали обычно 4—5 ц с га, в засушливые годы покос местами совсем не производился. В настоящее время сохранившиеся участки приманычских степей служат выпасами. Они довольно сильно сбиты и нуждаются в проведении мероприятий по улучшению травостоя.

7. Смена аспектов. Фазы и сроки развития растительности в приманычских степях те же, что и в приазовских, но аспекты здесь менее красочны.

Для средневесенней фазы очень характерны красочные картины, создаваемые местами (во 2-й половине апреля) цветущими тюльпанами (*Tulipa*

schrenkii). Выделяются также сизо-зеленые острова риндеры (*Rindera tetraspis*) и пятна эфемеров. Общий фон до 20—25 апреля остается бурым.

В поздневесенней фазе на зеленом фоне степей выступают розовые островки миндаля (*Amygdalus nana*) и многочисленные метелки мятлика *Poa bulbosa vivipara*.

В раннелетней фазе степь однообразно-белая от ковылей (*Stipa lessingiana*, *S. ucrainica*). Из разнотравья наиболее заметны белые шары *Crambe tataria* и ярко-желтые островки *Pyrethrum millefoliatum*.

Около 15-го июня степь уже принимает буроватый оттенок, но местами еще выступают пятна цветущего разнотравья и бобовых: желтые островки ромашника, синие соцветия *Salvia tesquicola*, желтые заросли люцерны, крупные темно-зеленые острова солодки и цветущие шары различных перекати-поле: *Phlomis pungens*, *Serratula xeranthemoides*, *Goniolimon tataricum*, *Gypsophila paniculata*.

С половины июля начинается полное цветение ковыля тырсы, который местами выделяется, образуя золотисто-зеленые пятна на общем буром фоне. В это же время цветут кустики кохии, синие шары *Limonium latifolium* и побеги *Limonium sareptanum*.

В сентябре на буром фоне кое-где выступают белые шары *Seseli campestre* и желтые островки *Linosyris villosa*, часто встречаются пятна цветущего полынка.

В октябре—ноябре (до снега) общий фон степи бурый. На более сбитых местах после дождей зеленеют всходы мятлика луковичного.

Выводы

1. Приазовские степи Дона можно разделить на типичные и ксерофитные.
2. Видовой состав их растительности определяется 250 видами.
3. Эдификаторную роль на всех степях играли ковыль Лессинга и типчак, а на некоторых также ковыль тырса и ковыль украинский.
4. На приазовских степях выделено 12 ассоциаций.
5. По видовой насыщенности типичные приазовские степи аналогичны некоторым воронежским степям и значительно богаче причерноморских и сальских степей.
6. В развитии степной растительности в течение вегетационного периода можно установить 8 фаз.
7. Максимум зацветания степей приходится на май, а максимум цветения на июнь.
8. В некоторые годы сроки зацветания и цветения весной значительно передвигаются, но затем выравниваются, в основном же большинство степных растений цветет в разные годы примерно в одинаковые сроки.
9. Летний перерыв вегетации в приазовских степях почти не выражен. Замирание степей идет непрерывно с июля до ноября.
10. Приманычские степи отличаются от приазовских более бедным видовым составом растительности, меньшей видовой насыщенностью и зачаточной комплексностью почв и растительного покрова; на этих степях встречается около 190 видов растений; эдификаторы те же, что и в приазовских степях.
11. На приманычских степях выделено 8 ассоциаций.
12. По видовой насыщенности на 1 кв. м эти степи сходны с причерноморскими и сальскими, но по видовой насыщенности на 1 ар значительно богаче их.
13. Фазы и сроки развития растительности в приманычской полосе те же, что и в приазовских степях, но аспекты менее красочны.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1931). Русские степи и методы исследования их растительного покрова. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., нов. сер., XII, 3—4. — Алехин В. В. (1951). Растительность СССР в основных зонах. — Балаш А. П. (1948). Смена аспектов и фенологический спектр Аксайской степи. Уч. зап. факульт. естествозн. Ростовск. пед. инст., 1. — Балаш А. П. (1955). Приазовские степи Дона. Уч. зап. Ростовск, пед. инст., юбилейный сборник. — Боровиков Г. А. (1909). Очерк растительности юго-западной части области Войска Донского. Зап. Новороссийск. общ. естествоиспыт., 33. — Высоцкий Г. (1915). Ергеня. Тр. бюро по прикл. бот., 10—11 (84). — Дохман Г. И. и И. Т. Рыбакова. (1933). Очерк растительности степей Сало-Манычского водораздела. Бюлл. МОИП, XVIII (2). — Залесский К. М. (1918а). Материалы к познанию растительности донских степей. — Залесский К. М. (1918б). Залежная и пастбищная растительность Донской области. — Келлер Б. А. (ред.). (1931). Степи Центрально-Черноземной области.— Краснов А. Н. (1894). Травяные степи северного полушария. Изв. Общ. любит. естествозн., астрономии и этнографии, 33. Тр. географ. отд., 1. — Лавренко Е. М. (1925). Ботанико-географические исследования между р. Миусом и р. Кальмиусом. — Лавренко Е. М. (1938). Методика геоботанического исследования степей. В сб.: Методы геоботанических исследований. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В сб.: Растительность СССР, II. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В сб.: Растительный покров СССР, II. — Лавренко Е. М. и Г. И. Дохман. (1933). Рослинність старобільских степів. Журн. біо-ботанічного циклу ВУАН, 5—6.— Новопокровский И.В.(1921). Растительность Донского края. — Новопокровский И. В. (1940а). Глава «Растительность». В сб.: Природа Ростовской области. — Новопокровский И. В. (1940б). Глава «Растительность». В кн.: Почвы Ростовской области. — Пачоский И. К. (1891). Материалы для флоры степей юго-западной части Донской области. Отчет и труды Одесск. отд. Российск. общ. садоводства за 1890 г. — Пачоский И. К. (1917). Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. — Шалыт М. С. (1938). Растительность степей Аскания-Нова. Изв. Крымск. пед. инст., VII.

Ростовский
педагогический институт.

THE STEPPES OF THE DON-AZOV AREA

By A. P. Balash

SUMMARY

The article comprises a geobotanical description of the tracts of virgin land still persisting in the Don-Azov area. Some of them are being described for the first time. Twelve and eight main associations are distinguished in the Azov steppes proper and, in the Manych steppes respectively. The phytophenological stages of the development of the vegetations are traced and the succession of the aspects is described.

ТОМ 46 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1961, № 8

Л. Х. Цаабер и И. Л. Захарьянц

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ СПОСОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ-ЭФЕМЕРОВ В ЮЖНЫХ КЗЫЛ-КУМАХ

(Получено 12 XII 1960)

Еще в 20-х годах Н. А. Максимов (1926) писал, что физиология эфемеров очень мало изучена, но сама быстрота их развития заставляет предполагать у них энергичный ассимиляционный процесс. Через тридцать с лишним лет эти слова сохранили свое значение, так как до сих пор, к сожалению, почти нет исследований, посвященных изучению фотосинтеза этой интереснейшей группы растений. Между тем физиологические исследования фотосинтеза, стремящиеся проникнуть глубоко в сущность внутренних процессов в растении, могли бы помочь ботаникам установить биоэкологическую природу эфемеров, которая пока еще не совсем ясна.[1] Несомненно, что своеобразный ритм развития этой группы растений отражается в специфике их обмена веществ, на их ассимиляции.

Изучение фотосинтеза эфемеров представляет интерес и с точки зрения общих закономерностей изменения ассимиляционной деятельности растений в различных ботанико-географических областях земного шара (Рабинович, 1951, 1953).

О. В. Заленский (1954) на основании собственных данных и литературных источников приводит пределы изменений максимальных интенсивностей фотосинтеза у разных видов растений в разных климатических условиях земного шара. Максимальные величины оказываются резко различными и колеблются в пределах от 20 (в тропиках) до 100 (в высокогорьях) мг CO_2 на дм²/час. Он считает, что по мере увеличения континентальности климата максимальные интенсивности фотосинтеза и дыхания возрастают. Амплитуда колебаний между величинами фотосинтеза у различных видов одного и того же климатического пояса оказывается наибольшей в высокогорьях и пустынях и наименьшей в тропиках.

А. А. Ничипорович (1954, 1957) также указывает, что высокоинтенсивный фотосинтез свойствен горным растениям, растениям степного и полупустынного происхождения, растениям светолюбивым и обладающим признаками ксероморфизма. Данные по интенсивности фотосинтеза эфемеровой растительности пустынь могли бы дополнить эту картину.

При эколого-физиологических исследованиях фотосинтеза обычно ставится задача определения его реальной или потенциально-возможной величины. Последний показатель принято называть работоспособностью листа (Любименко, 1935) или потенциальной величиной фотосинтеза (Бриллиант, 1950).

В. Н. Любименко считал, что лист обладает значительно большей потенциальной работоспособностью, чем это фиксируется в естественных условиях, где фотосинтез почти всегда лимитируется тем или другим из факторов внешней среды. Поэтому максимальная ассимиляционная способность листа является лучшим показателем, могущим полнее характеризовать видовые особенности различных жизненных форм в экологическом разрезе (Катунский, 1939; Заленский, 1954).

[1] Основные работы, посвященные биологии и экологии эфемеров Средней Азии, приведены в списке литературы.

Этот показатель может иметь и чисто прикладное значение для выведения новых форм и сортов растений, обладающих высокой ассимилирующей деятельностью (Ничипорович, 1954).

Целью наших исследований было выявление этих заложенных в природе самого растения потенциальных возможностей фотосинтеза. При этом мы стремились охватить как можно большее число видов эфемеров. Употребляя термины «эфемеры», «весенние эфемеры» мы понимаем под ними как однолетние, так и многолетние растения с укороченным циклом развития, приуроченным к зимне-весеннему либо весеннему периоду (Келлер, 1921 г.; Алёхин 1938 г.; Амелин, 1941 г., и др.).

Семена для посева растений были собраны в 1958 г. в условиях приадырной равнины в эфемеровой пустыне на юго-восточной окраине Кзыл-Кума, в районе совхоза Кзылча. Посев был произведен подзимний (27 ноября), в вегетационные сосуды. Растения выращены при достаточной водообеспеченности. Фотосинтез определялся также и у некоторых видов, высеянных на Ташкентском экспериментальном участке Ботанического института АН УзССР Н. С. Запрометовой; в таблице эти последние виды помечены знаком«*».

Всего в наших опытах насчитывалось 68 видов, относящихся к 51 роду и к 16 семействам.

Исследование потенциальной фотосинтетической способности растений мы проводили в лабораторных условиях. Изучение этого показателя в естественных условиях обитания растения стало возможным сравнительно недавно, в связи с разработкой радиометрической методики определения фотосинтеза (Заленский, 1959).

При изучении потенциальной величины фотосинтеза нами был использован манометрический метод. В его основе лежит регистрация изменений давления в замкнутой системе, вызванных выделением кислорода в процессе фотосинтеза, при соблюдении постоянства объема и температуры системы и концентрации углекислоты. Концентрация углекислоты в сосудике сохранялась на одном и том же уровне с помощью карбонатно-бикарбонатного буфера (№ 9; $Na_2CO_3 : NaHCO_3 = 15 : 85$) полумолярной концентрации. Отрезок времени, необходимый для насыщения углекислотой воздушного пространства сосудика, устанавливался экспериментальным путем. При температуре термостатной ванны 30° и 6—9 мл буфера он равнялся для используемых нами сосудиков системы Катунского 90 мин. Примененный буфер позволяет поддерживать в воздушном пространстве сосудика концентрацию углекислоты (по теоретическим расчетам) около 1.5%. Эта концентрация превышает необходимую для насыщения фотосинтеза, но еще не подавляет процесса (Рабинович, 1951, 1953). Источником света (сверху) служили 6 ламп по 500 ватт, заключенные в подвижный осветитель, который в рабочем положении находился на расстоянии 18 см от манометрических сосудиков, что обеспечивало освещенность около 30 тыс. люкс. Постоянный ток воды, омывающей лампы, предохранял от перегрева. В соответствии с методическими требованиями (Заленский, Семихатова и Вознесенский, 1955) площадь листа, которая закладывалась в сосудик, определялась предварительными опытами и колебалась от 0.3 до 2 см² в зависимости от заданной температуры и уровня фотосинтеза.

Отбор проб производился в 9 ч. 30 м. утра. В каждом опыте было по 2 параллельные пробы. Длительность опыта равнялась 60 мин., в течение

которых через каждый 15-минутный интервал отмечались уровни манометрической жидкости. Интенсивность фотосинтеза рассчитывалась отдельно для каждой из 4 точек и выражалась в мг CO_2 на дм²/час. Первое показание, обычно заниженное по сравнению с последующими, как правило, отбрасывалось. Таким образом, для каждого растения производилось не менее 6 определений (2 пробы по 3 отсчета), но обычно 12 и более (2—3 опыта). Величина, внесенная в таблицу, является средней из этих определений. Простое среднее отклонение индивидуальных определений равнялось 20%.

Определение фотосинтеза у всех видов в одну и ту же фазу развития, а именно в фазу цветения, давало возможность получить сравнимые данные, позволяющие сопоставлять величины фотосинтеза у различных растений. Все определения у одного вида проводились в сжатые сроки, в течение 3—5 дней.

Необходимо отметить, что в условиях наших опытов мы не достигали абсолютного «потолка» интенсивности фотосинтеза, так как не создавали светового насыщения. Что же касается температуры и концентрации углекислоты, то они были взяты в оптимальных пределах, обеспечивающих наибольшую величину фотосинтеза. Чтобы выявить эти пределы, были получены температурные кривые фотосинтеза в широком интервале температуры от 5 до 45° для каждого исследуемого объекта. Поскольку анализ этих кривых будет предметом особого обсуждения мы их здесь опускаем и приводим в таблице лишь наивысшие значения интенсивности фотосинтеза, которые, естественно, достигаются у разных растений при разных температурах.

Полученные результаты сведены нами в таблицу; в пределах каждого семейства виды расположены в порядке уменьшения интенсивности фотосинтеза.[1] Наиболее распространенными в эфемеровой пустыне являются виды из семейства злаковых, бобовых и крестоцветных. На них мы главным образом и заострили свое внимание.

Анализируя таблицу, мы видим, что у эфемеров наблюдается большое разнообразие величин интенсивности фотосинтеза — от 15 до 87 мг CO_2 на дм²/час, что указывает на неоднородность этой группы растений, объединяемых под общим названием «эфемеры».

Попытаемся выяснить, чем же обусловлен такой широкий диапазон колебаний интенсивности фотосинтеза, связано ли это с систематическим положением видов?

Как видно из таблицы, наибольшие потенциальные величины фотосинтеза приходятся на ряд видов, относящихся к семействам бобовых и крестоцветных (на разборе которых мы специально остановимся несколько ниже), и достигают больших значений — 66—87 мг CO_2 на дм²/час. Высокой способностью ассимилировать углекислоту обладают также некоторые виды гвоздичных и лютиковых — 62—65 мг CO_2.

Свыше 45—50 мг CO_2 поглощают виды, относящиеся к семействам норичниковых, бурачниковых, губоцветных и сложноцветных (к сожалению, последнее семейство у нас было представлено одним видом).

Наименьшие потенциальные возможности фотосинтеза зафиксированы у видов из семейства лютиковых, злаков и бурачниковых — 15—22 мг CO_2.

Вместе с тем внутри отдельных семейств есть виды как с высокой, так и с малой энергией фотосинтеза. Размах колебаний неодинаков в различных семействах. Амплитуда колебаний наибольшая у лютиковых, среди которых отдельные виды отличаются друг от друга более чем в 4 раза.

[1] Определение видов растений произведено старшим научным сотрудником гербария Института ботаники О. Н. Бондаренко, за что выражаем ей свою признательность.

Потенциальные величины фотосинтетической способности листьев у эфемеров (мг CO_2 на дм²/час)

№ п.п.	Растения	мг CO_2 на дм²/час
	I. *Gramineae*	
1	*Bromus danthoniae* Trin.	48
2	*Eremopyrum distans* (C. Koch) Nevski	38
3	*Boissiera squarrosa* (Soland.) Nevski	38
4	*Eremopyrum buonapartis* (Spreng.) Nevski	37
5	*Bromus tectorum* L.	35
6	*Lolium remotum* Schrank	34
7	*Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski	29
8	*Poa bulbosa* L.	28
	II. *Cyperaceae*	
9	*Carex pachystylis* Gay	26
	III. *Amaryllidaceae*	
10	*Ixiolirion tataricum* (Pall.) R. et Sch.	37
	IV. *Caryophyllaceae*	
11	*Silene coniflora* N. Esenb.	65
12	*S. brahuica* Boiss.	42
13	*Vaccaria segetalis* (Neck.) Garcke *	41
14	*Holosteum polygamum* C. Koch	40
15	*Cerastium inflatum* Link *	37
16	*Holosteum umbellatum* L. *	30
17	*Stellaria neglecta* Weihe	28
18	*Minuartia meyeri* (Boiss.) Bornm.	24
	V. *Ranunculaceae*	
19	*Delphinium camptocarpum* Fisch. et Mey.	62
20	*Ranunculus severzovii* Rgl.	34
21	*Ceratocephalus falcatus* (L.) Pers.	22
22	*C. orthoceras* DC.	15
	VI. *Berberidaceae*	
23	*Bongardia chrysogonum* (L.) Boiss.	45
	VII. *Papaveraceae*	
24	*Papaver pavoninum* Schrenk	40
25	*Glaucium elegans* Fisch. et Mey. *	37
26	*Fumaria vaillantii* Loisl.	34
27	*Roemeria refracta* DC.	31
28	*Hypecoum parviflorum* Kar. et Kir.	29
	VIII. *Cruciferae*	
29	*Isatis minima* Bge.	66
30	*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.	64
31	*Alyssum desertorum* Stapf.	60
32	*Malcolmia africana* (L.) R. Br.	57
33	*Diptychocarpus strictus* (Fisch.) Trautv. *	47
34	*Isatis violascens* Bge.	46
35	*Alyssum campestre* L.	46
36	*Descurainia sophia* (L.) Guett.	44
37	*Neslia apiculata* Fisch. et. Mey.	40
38	*Cardaria repens* (Schrenk) Jarm. *	34
39	*Goldbachia laevigata* (M. B.) DC. *	31

Продолжение

№ п.п.	Растения	мг CO_2 на дм²/час
	IX. *Leguminosae*	
40	*Astragalus filicaulis* Fisch. et Mey.	87
41	*A. turczaninowii* Kar. et Kir.	64
42	*A. maverranagri* M. Pop.	63
43	*Onobrychis micrantha* Schrenk	63
44	*Astragalus bungei* C. Winkl. et B. Fedtsch.	62
45	*Vicia peregrina* L.	53
46	*Onobrychis chorossanica* Bge.	48
47	*Astragalus schmalhausenii* Bge.	47
48	*Onobrychis pulchella* Schrenk *	43
49	*Astragalus rytilobus* Bge.	36
	X. *Umbelliferae*	
50	*Turgenia latifolia* (L.) Hoffm. *	38
51	*Scandix stellata* Soland. *	35
52	*Ferula assa foetida* L.	34
	XI. *Boraginaceae*	
53	*Heterocaryum rigidum* DC.	55
54	*Arnebia baldshuanica* (Lipsky) Schischk.	48
55	*Rochelia peduncularis* Boiss. *	34
56	*Lithospermum arvense* L.	22
	XII. *Labiatae*	
57	*Ziziphora tenuior* L.	54
58	*Salvia spinosa* L.	51
59	*S. sclarea* L.*	40
60	*Lamium amplexicaule* L.	37
	XIII. *Scrophulariaceae*	
61	*Veronica campylopoda* Boiss.	58
62	*V. arguti-serrata* Rgl. et Schmalh. *	48
63	*V. turnefortii* C. C. Gmel.	35
64	*V. anagalloides* Guss.	29
65	*V. hederifolia* L. *	26
	XIV. *Valerianaceae*	
66	*Valerianella turkestanica* Rgl. et Schmalh.	45
	XV. *Dipsacaceae*	
67	*Scabiosa olivieri* Coult.	49
	XVI. *Compositae*	
68	*Koelpinia latifolia* C. Winkl.	59

Так, если интенсивность фотосинтеза у живокости согнутоплодной (*Delphinium camptocarpum*) равна 63 мг CO_2 на дм²/час, то у рогоглавника пряморогого (*Ceratocephalus orthoceras*) она выражается цифрой 15 мг CO_2. *Ranunculaceae*, как известно, относительно примитивная группа покрытосемянных, и ее обычно причисляют в эволюционном ряду к древним формам. Однако из работы П. Д. Ярошенко (1947), в которой дана филогенетическая схема лютиковых, эта группа имеет как секции более молодые, богатые полиморфными видами и переживающие в настоящее время эпоху своего расцвета, так и более древние, с небольшим числом видов, обладающих примитивными чертами. Это, как справедливо замечает Жукова (1958), сказалось и на разнообразии анатомических и биохимических

признаков у лютиковых. Возможно, что именно этим и обусловлена значительная изменчивость показателей интенсивности фотосинтеза этого семейства. Интересно, что род *Delphinium*, отличающийся особенно высоким фотосинтезом, Хике (Hicke, 1957) рассматривает как представителя прогрессирующей группы лютиковых.

С другой стороны, известно, что рогоглавники как пряморогий, так и серповидный (*C. falcatus*) являются ранневесенними однолетниками, а живокость согнутоплодная — поздневесенний эфемер.

У гвоздичных и бобовых наименьшие величины по интенсивности фотосинтеза отличаются от наибольших примерно в $2^1/_2$ раза, у крестоцветных в 2 раза, у злаков и маковых «разрыв» сокращается до $1^1/_2$. Для остальных семейств, представленных небольшим количеством видов, трудно сделать какие-либо обобщения.

В семействе бобовых насчитывается 61 вид, принадлежащий к группе эфемеров, из числа которых в пустыне наиболее распространены однолетние астрагалы, содержащие значительные количества протеина. Высокий уровень азотистого обмена должен обеспечиваться достаточным количеством энергетического материала.

В наших опытах исследуемые растения обнаружили высокую потенциальную величину фотосинтеза, особенно некоторые виды астрагала (*Astragalus*) и эспарцета (*Onobrychis*) — до 87 мг CO_2 на дм²/час. О высокой фотосинтетической способности бобовых по сравнению с представителями других систематических групп имеются данные и в литературе (Костычев, 1922; Васильева и Курганова, 1950).

В семействе крестоцветных потенциальная способность ассимилировать углекислоту колеблется в пределах от 31 до 66 мг CO_2, т. е. даже минимальные выходы накопления органического вещества являются довольно внушительными.

Если учесть, что семейство крестоцветных особенно богато эфемерами (Коровин, 1934б), а однолетние эфемеры составляют в этом семействе 22.5% от общего числа видов его в Средней Азии (Проскуряков, 1950), то становится ясным, какое большое значение будет иметь способность этих растений активно ассимилировать. Хотя среди них много сорняков, но для характеристики пустынь и полупустынь Средней Азии они имеют большое значение, образуя важную кормовую группу, несмотря на небольшие кормовые запасы. В песчаной пустыне основное значение имеют виды *Isatis* и *Malcolmia*, в них много протеина (Морозова, 1959).

Колебания интенсивности фотосинтеза у видов из семейства маковых не велики: от 29 до 40 мг. На первом месте по интенсивности фотосинтеза стоит мак павлиний (*Papaver pavoninum*), на последнем — гипекоум мелкоцветный (*Hypecoum parviflorum*). Исследования М. Г. Попова (1957) показывают, что род *Roemeria* более архаичный род по сравнению с *Papaver*, маки являются наиболее молодым типом в этом семействе, и, возможно, поэтому показатели фотосинтетической деятельности у *P. pavoninum* выше, чем у *Roemeria refracta* — 40 мг против 31 мг. Сравнительно невысокие величины фотосинтеза в семействе маковых, возможно, объясняются происхождением семейства в целом, оно выделилось из состава лесной, мезофильной флоры (Попов, 1957).

Обычно высокоактивным фотосинтетическим аппаратом, как уже указывалось, обладают ксерофилизованные растения, хотя и не все исследователи согласны с этим (Филиппова, 1959).

Род *Koelpinia* целиком представлен эфемерами. Единственный вид, которым мы располагали, отличался высоким уровнем фотосинтеза — 59 мг, возможно в силу своей принадлежности к высокоорганизованному семейству сложноцветных.

Таким образом, можно заметить, что уровень фотосинтеза определенным образом связан со систематической принадлежностью вида. В целом такие семейства, как бобовые и крестоцветные, обладают более высокой фотосинтетической способностью, тогда как маковые и злаки — относительно низкой. Отмечается относительная сближенность величин фотосинтеза у видов внутри семейства злаков и маковых и в то же время большой разрыв величин среди лютиковых.

Рассмотрим, есть ли связь между полученными величинами фотосинтеза и биологией вида.

На примере злаков можно отметить, что среди них наиболее высокой потенциальной способностью фотосинтеза обладает костер Дантонии (*Bromus danthoniae*) — 48 мг CO_2, а наименьшей мятлик луковичный (*Poa bulbosa)* — 28 мг и лентоостник длинноволосый (*Taeniatherum crinitum*) — 29 мг CO_2 на дм^2/час.

Костер Дантонии прошел свое развитие от всходов до зрелых семян за 69 дней и имеет высокую интенсивность фотосинтеза, а лентоостник длинноволосый и мятлик луковичный, начинающие вегетировать первыми среди других злаков и имеющие растянутый период развития (свыше 120 дней), отличаются невысокими показателями.

На величину потенциального фотосинтеза, помимо значительных различий в характере ритма развития, обнаруженных у злаков, по-видимому, влияют и условия происхождения отдельных видов.

Как известно (Волкова, 1958), виды *Bromus* являются гораздо более пластичными, чем *Eremopyrum*. Последние, по сравнению с *Bromus*, являются консервативными как в отношении ритма развития, так и в отношении анатомо-морфологических признаков. Е. Н. Волкова (1958) связывает это с условиями происхождения и формирования этих родов. Род *Eremopyrum* — переднеазиатского происхождения, его формирование происходило в условиях засушливого климата, и быстрый ритм развития является наследственно закрепленным. Род *Bromus* относится к бореальным растениям. Некоторые виды, сокращая продолжительность вегетации, приспособились к произрастанию в засушливых условиях пустынь. Перенесение их в другие экологические условия вызывает изменение биологии этих растений, что указывает на пластичность их природы.

В наших опытах фотосинтез определялся у двух видов *Bromus*, давших различные величины интенсивности ассимиляции, а именно: у *Bromus danthoniae* интенсивность фотосинтеза была равна 48 мг CO_2 на дм^2/час, у *B. tectorum* — 35 мг.

Потенциальная величина фотосинтеза у обоих видов *Eremopyrum* совпадает: *E. distans* — 38 и *E. buonapartis* — 37 мг.

Представления Е. Н. Волковой (1958) о большой лабильности признаков костров (*Bromus*) и сравнительной консервативности мортуков (*Eremopyrum*) находят подтверждение и у нас в отношении работы фотосинтетического аппарата у этих растений.

Таким образом, на примере злаков можно заметить, что намечается определенная связь между интенсивностью фотосинтеза и жизненным циклом растений (бо́льшая работоспособность листа у растений с коротким вегетационным периодом), а также условиями происхождения (экологическое прошлое растений).

На основании изложенного материала можно сделать следующие выводы.

1. Эфемеры обладают большим разнообразием потенциальных величин фотосинтеза, от 15 до 87 мг CO_2 на дм^2/час, что свидетельствует о неоднородности растений этой жизненной формы.

2. Наибольшие величины фотосинтетической способности обнаружены у представителей семейств бобовых и крестоцветных.

3. Все изученные растения семейства злаков, так же как и семейства маковых, имеют близкие друг к другу величины фотосинтеза, тогда как виды семейства лютиковых очень сильно различаются по этому показателю.

4. Обнаруживается определенная связь величины фотосинтетической способности растения с продолжительностью цикла его развития и условиями происхождения.

ЛИТЕРАТУРА

Бриллиант В. А. (1950). Методы изучения фотосинтеза. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV. Эксперим бот., 7. — Бурыгин В. А., К. З. Закиров, Н. С. Запрометова, Л. Е. Паузнер. (1956). Ботанические основы реконструкции пастбищ Южного Кзыл-кума. — Васильева З. В. и М. И. Курганова. (1950). Сравнение интенсивности фотосинтеза у аконита и фасоли. ДАН СССР, LXXII, 5. — Волкова Е. Н. (1958). Особенности развития пустынных эфемеров в условиях Москвы. Тр. Инст. бот. АН Туркм. ССР, IV. — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации высших растений. — Даева О. В. (1951). Ритм развития некоторых среднеазиатских растений в условиях Москвы. Тр. Г. Б. С. АН СССР, 2. — Жукова Н. А. (1958). Опыт построения системы семейства *Ranunculaceae* на основе анализа морфологического строя. Сб. «Проблемы ботаники», 3. — Заленский О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. Сб.: «Вопросы ботаники», 1. — Заленский О. В. (1959). Обзор методов изучения фотосинтеза наземных растений. Полевая геоботаника. I. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Катунский В. М. (1939). Углеродное питание растений и урожай. Юбил. сб. В. Л. Комарова. — Коровин Е. П. (1934а). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Коровин Е. П. (1934б). Эфемерная растительность как производительная сила пустынь Средней Азии. Сб. «Хозяйственное освоение пустынь Ср. Азии». — Коровин Е. П. (1935). Эфемеры в растительном покрове Бетпак-Дала. Тр. САГУ, сер. VIII, в. Ботаника, 24. — Костычев С. П. (1922). Исследования над ассимиляцией. IV. Ассимиляция CO_2 у бобовых. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 40. — Леонтьев В. Л. (1940). Об озимых эфемерах в Кара-Кумах. Изв. Всеросс. географ. общ., XXII, 6. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. — Максимов Н. А. (1926). Физиологические основы засухоустойчивости растений. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости, 1. — Морозова О. И. (1959). Пастбища в пустыне и предгорной полупустыне, их использование и улучшение. — Нечаева Н. Т. (1958). Динамика пастбищной растительности Кара-Кумов под влиянием метеорологических условий. — Никитин В. В., А. Я. Полковвиченко. (1955). Об экологической лабильности эфемеров. Изв. АН Туркм. ССР, 5. — Ничипорович А. А. (1954). Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). — Ничипорович А. А. (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. — Полковниченко А. Я. (1957). К вопросу о биологической роли эфемеров. Тр. Турк. с.-х. инст. им. М. И. Калинина, IX. — Полунина Н. Н. (1950). Среднеазиатские эфемеры в условиях Москвы. Бюл. Г. Б. С. АН СССР, 7. — Попов М. Г. (1940). Растительный покров Казахстана. — Попов М. Г. (1957). О взаимоотношениях и истории родов *Papaver* и *Roemeria*, Бот. журн., 9. — Проскуряков Е. И. (1950). О происхождении однолетних эфемеров. Тр. Узб. ГУ им. Алишера Навои, нов. сер., 43. — Рабинович Е. (1951, 1953). Фотосинтез, I, II. — Роменский Р. Л. (1956). Эфемеры. Сельскохоз. энциклоп., V. — Сергеева Л. И. (1945). Растения-лилипуты как показатель ухудшения условий роста и развития. Изв. Туркм. ФАН СССР, 5—6. — Филиппова Л. А. (1959). Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Эксперим. бот., 13. — Хике К. (1958). (Hicke, 1957), Морфология цветков некоторых садовых форм *Delphinium* и использование их в таксономии, Реф. журн., биология, 16, 73255. — Шенников. А. П. и А. Ф. Иоффе. (1944). К биологии пустынных злаков-эфемеров. Бот. журн. СССР, 1. — Ярошенко П. Д. (1947). О филогении лютиковых в связи с эволюцией фитоценозов. Изв. АН Арм. ССР, 6, естественные науки.

PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCY OF THE EPHEMEROUS PLANTS IN THE SOUTHERN PART OF THE KYZYL-KUMY DESERT

By L. H. Naaber and I. L. Zakhariantz

SUMMARY

The seeds of 68 species of ephemerous plants belonging to 51 genera and 16 families have been collected in the Southern part of the Kyzyl-Kumy desert and planted in jars in the autumn in the environs of Tashkent. Photosynthesis in the leaves during the flowering stage was measured manometrically under the optimal conditions of air temperature and CO_2 content. The light intensity was constant, about 30 000 luxes.

The rate of photosynthesis was observed to vary from 15 to 87 mt. of CO_2 per dm^2 per hour. The authors are inclined to explain such a wide range of variation by a considerable diversity of plants classified into this heterogeneous group defined as ephemerous plants. A definite relationship between the rate of photosynthesis and the systematic position of the species has been observed. Thus, the representatives of the families *Leguminosae* and *Cruciferae* exhibit a higher photosynthetic efficiency as compared to *Papaveraceae* and *Gramineae*.

The rate of photosynthesis is also correlated to the biology of the species. In *Gramineae*, for instance, the species with a short vegetative period were shown to have the highest photosynthetic rate, while the lowest photosynthetic rate was observed in the species with a long vegetative period.

ТОМ 46 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1961, № 8

И. А. Кауров и В. С. Вакула

ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА НА ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

С 1 рисунком

(Получено 4 XI 1960)

Вопросы усиления плодоношения растений, а также вопросы половой гибридизации в значительной степени могут быть разрешены в случае возможного активного воздействия на процесс оплодотворения. В связи с этим рядом исследователей были проведены работы по изучению качества пыльцы различных растений (Дорошенко, 1928; Богданов, 1935; Нестерович, 1955; Машкин, 1960, и др.).

Ряд исследований был посвящен изучению стимуляции прорастания пыльцы под влиянием различных факторов. И. В. Мичуриным еще в 90-х годах прошлого столетия было подмечено положительное влияние «озонирования пыльцы» при воздействии разрядов электричества. Иост (Iost, 1905) и Бринк (Brink, 1924) указывали на слабые концентрации некоторых солей и кислот как на возможные стимуляторы роста пыльцевых трубок у табака, огурцов, душистого горошка. Кноультоном (Knowlton, 1922) было подмечено стимулирующее влияние углекислоты на пыльцу львиного зева. И. Н. Никитин (1934) исследовал влияние лучей Рентгена на пыльцу некоторых древесных растений. М. Н. Слудская (1940) отмечает влияние гетероауксина на интенсивность роста пыльцы у груши. И. А. Кауров (1955, 1957) приводит данные о стимулирующем воздействии грозовых явлений на прорастаемость пыльцы древесных растений в искусственных средах и о возможности этого воздействия в естественных условиях на рыльце пестика. Н. Д. Потапина и В. Н. Шмигель (1960) отмечают положительное влияние воздействия электростатического поля определенного напряжения на биологические качества пыльцы некоторых плодовых культур. Исследования Кэто (Kato, 1955) с пыльцой лилейных и Чандлера (Chandler, 1957) с пыльцой петунии, вербены и лилии показали, что рост пыльцевых трубок у этих растений был усилен добавлением гиббереллина к сахаро-агаровой среде.

Для выяснения влияния гибберелловой кислоты на прорастание пыльцы древесных растений нами в течение лета 1960 г. были поставлены опыты с 29 растениями, принадлежащими к различным систематическим и экологическим группам.

Опыты были поставлены с целью выявить: 1) влияние гибберелловой кислоты на прорастание свежесобранной пыльцы; 2) динамику прорастания пыльцы под действием гибберелловой кислоты; 3) влияние гибберелловой кислоты на прорастание пыльцы после различных сроков ее хранения.

Влияние гиббереллиновой кислоты на прорастание свежесобранной пыльцы

Пыльца для анализа бралась в период массового цветения из цветков, расположенных в юго-восточной части кроны дерева или кустарника с одинаковых ярусов и порядков ветвления. Пыльца анализировалась свежесобранной, за исключением четырех видов (табл. 1, №№ растений: 12, 13, 14, 15).

Проращивание пыльцы осуществлялось в висячих каплях, помещенных во влажные камеры из кружочков фильтровальной бумаги на предметных стеклах. Предметные стекла с препаратами находились в чашках Петри, на дно их наливался тонкий слой воды. Среда для проращивания пыльцы составлялась по следующей схеме:

а) контролем служили пять вариантов среды без гиббереллиновой кислоты: дистиллированная вода, 10%-й раствор сахара, 20%-й раствор сахара, 20%-й раствор сахара + агар-агар, 20%-й раствор сахара + 0.001%-й раствор бора; б) на фоне этих сред применялся раствор трех концентраций гиббереллиновой кислоты (гиббереллин A_3): 0.01%, 0.005%, 0.001%. Вместо дистиллированной воды использовались чистые растворы гиббереллиновой кислоты указанных концентраций. Таким образом, в опытах для проращивания пыльцы применялось 20 вариантов среды в двухкратной повторности.

Посев пыльцы производился равномерно, средней густоты, с помощью препаровальной иглы. Опыты проводились в светлом помещении при температуре 19—24° тепла. Учет проросшей пыльцы производился через 24 часа после посева, в случае отсутствия роста пыльцевых трубок — через 48 часов. Подсчет проросших и не проросших пыльцевых зерен производился в пяти полях зрения микроскопа (окуляр × 15, объектив × 8). Количество учтенных пыльцевых зерен в каждом варианте опыта было от 143 до 360. Одновременно в опытах с помощью окулярного микрометра проводился замер двадцати трубок и вычислялась средняя их длина в делениях микрометра.

Результаты опытов сведены в табл. 1.

Чтобы иметь возможность судить об абсолютных величинах проросших пыльцевых зерен, параллельно с проращиванием пыльцы определялась жизнеспособность ее реакцией на пероксидазу (Шардаков, 1940).

Данные таблицы показывают, что у значительной части исследуемых растений (у 12 видов или у 41.4%, см. табл. 1, растения №№ 1, 2, 5, 6, 14, 16, 17, 18, 24, 25, 27, 28) добавление гиббереллиновой кислоты к среде проращивания в значительной степени повышало количество проросшей пыльцы по сравнению с контролем. При оценке результатов опытов мы исходили из сравнения оптимальных вариантов контроля и оптимальных вариантов с гиббереллиновой кислотой. Оптимальными вариантами считались те, у которых наблюдалось наибольшее число проросшей пыльцы. Так, количество проросшей пыльцы в оптимальных вариантах с гиббереллиновой кислотой превышало число проросшей пыльцы в оптимальных контрольных вариантах у *Cornus alba* L. v. *argenteo-marginata* в 1.7 раза, у *Syringa wilsonii* в 2.4 раза, у *Rosa rugosa* в 6.3 раза, у *Catalpa bignonioides* в 13.4 раза.

Пыльца четырех исследуемых растений (см. табл. 1, растения №№ 8, 15, 20, 23) не прорастала на всех пяти вариантах контроля и прорастала лишь с гиббереллиновой кислотой. Причем у *Symphoricarpus racemosus* процент проросшей пыльцы на чистом 0.005%-м растворе гиббереллиновой кислоты составил 49.7, у *Pinus silvestris* на 10%-м растворе сахара с 0.001% гиббереллиновой кислоты 56.7%. У *Sambucus nigra* L. f. *aurea* в оптимальном варианте с гиббереллиновой кислотой проросло 10.0%, что также яв-

ТАБЛИЦА 1

Влияние гиббереллиновой кислоты на прорастание пыльцы древесных растений

№ п.п.	Растения	Дата сбора пыльцы	Дата исследования	Жизнеспособность пыльцы (в %)	Процент проросшей пыльцы в оптимальных вариантах		Соотношение проросшей пыльцы в вариантах с гиббереллином к контролю	Длина пыльцевых трубок в делениях микрометра	
					гиббереллин	контроль		гиббереллин	контроль
1	*Catalpa bignonioides* Walt.	22 VII	23 VII	86.1	36.2[1]/16	2.7[1]/4	13.4	0.4	0.1
2	*Ceanothus americana* L.	1 VII	1 VII	70.2	64.7/9	40.6/4	1.6	6.2	3.3
3	*Cerasus vulgaris* Mill. v. *semperflorens* K. Koch	27 VI	28 VI	50.6	10.6/14	12.0/1	0.9	6.0	2.0
4	*Clematis manshurica* Rupr.	25 VII	26 VII	32.5	0.0	0.0	—	0.0	0.0
5	*Cornus alba* L.	23 VII	25 VII	81.9	25.0/11	8.9/1	2.8	0.2	0.1
6	*C. alba* L. f. *argenteo-marginata* Rehd. . . .	23 VI	25 VI	50.9	24.7/11	14.1/1	1.7	0.5	0.3
7	*C. obliqua* Raf.	29 VI	30 VI	87.5	43.7/19	37.9/1	1.1	2.9	1.5
8	*Elaeagnus angustifolia* L.	23 VI	24 VI	38.6	42.2/12	0.0	—	0.4	0.0
9	*Hydrangea radiata* Walt.	25 VII	27 VII	89.5	87.2/6	77.1/1	1.1	1.0	0.7
10	*Ligustrum compactum* Hook.	26 VI	27 VI	11.1	8.0/15	16.6/4	0.5	3.5	3.0
11	*Philadelphus lemoinei* 'Mont Blanc'	24 VI	24 VI	54.3	84.6/17	83.5/4	1.0	5.0	3.1
12	*Picea excelsa* Link . . .	28 V	16 VII	—	9.4/12	7.4/5	1.3	0.2	0.1
13	*P. pungens* Engelm. f. *glauca* Reg.	2 VI	15 VII	—	6.9/6	9.2/1	0.7	0.2	0.1
14	*Pinus banksiana* Lamb.	1 VI	13 VII	—	73.0/12	30.0/1	2.4	0.2	0.1
15	*P. silvestris* L.	2 VI	13 VII	—	56.7/17	0.0	—	0.2	0.1
16	*Robinia pseudoacacia* L.	23 VII	24 VII	70.2	41.3/13	22.9/1	1.8	3.0	1.0
17	*Rosa rugosa* Thunb. . .	21 VII	21 VII	80.4	60.4/16	9.5/1	6.3	2.3	1.8

[1] В числителе — процент проросшей пыльцы в оптимальных вариантах, в знаменателе — номер оптимального варианта в опыте (см. «Варианты опыта»).

Таблица 1 (*продолжение*)

№ п.п.	Растения	Дата сбора пыльцы	Дата исследования	Жизнеспособность пыльцы (в %)	Процент проросшей пыльцы в оптимальных вариантах		Соотношение проросшей пыльцы в вариантах с гиббереллином к контролю	Длина пыльцевых трубок в делениях микрометра	
					гиббереллин	контроль		гиббереллин	контроль
18	*R. rugosa* 'Charles Lamb'	28 VI	29 VI	63.5	37.0/14	12.9/5	2.9	6.0	2.1
19	*Sambucus nigra* L. . .	29 VI	29 VI	45.8	36.8/15	34.6/4	1.1	3.6	3.4
20	*S. nigra* L. f. *aurea* Sweet.	10 VII	10 VII	27.1	10.2/9	0.0	—	4.1	0.0
21	*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.	22 VII	23 VII	83.2	94.4/16	83.7/4	1.1	7.0	3.5
22	*Spiraea japonica* L. . .	25 VI	25 VI	63.4	75.0/17	75.0/4	1.0	1.2	0.6
23	*Symphoricarpus racemosus* Michx	27 VII	28 VII	80.2	49.7/11	0.0	—	3.7	0.0
24	*Syringa amurensis* Rupr.	24 VI	25 VI	51.3	26.7/12	16.6/1	1.6	1.5	1.1
25	*S. wilsonii* C. K. Schn.	29 VI	29 VI	56.6	19.0/14	7.8/5	2.4	4.2	1.2
26	*Tilia platyphyllos* Scop.	29 VI	30 VI	82.2	42.8/12	52.4/3	0.8	7.1	4.4
27	*T. manshurica* Rupr. .	21 VII	21 VII	91.8	37.3/13	11.4/1	3.3	4.5	0.4
28	*T. praecox* A. Br. . . .	1 VII	2 VII	59.3	68.5/19	39.1/2	1.7	5.6	4.5
29	*T. tomentosa* Moench .	18 VII	19 VII	46.5	0.0	0.0	—	0.0	0.0

Примечание. **Варианты опыта.**

Контроль:

1) Дистиллированная вода;
2) 10%-й раствор сахара;
3) 20%-й раствор сахара;
4) 20%-й раствор сахара + агар-агар;
5) 20%-й раствор сахара + 0.001% бора.

Варианты с гиббереллином:

6) 0.01%-й раствор гиббереллина;
7) 10%-й раствор сахара + 0.01%-й раствор гиббереллина;
8) 20%-й раствор сахара + 0.01%-й раствор гиббереллина;
9) 20%-й раствор сахара + агар-агар + + 0.01%-й раствор гиббереллина;
10) 20%-й раствор сахара + 0.001%-й раствор бора + 0.01%-й раствор гиббереллина;
11) 0.005%-й раствор гиббереллина;
12) 10%-й раствор сахара + 0.005% - раствор гиббереллина;
13) 20%-й раствор сахара + 0.005%-й раствор гиббереллина;
14) 20%-й раствор сахара + агар-агар+ + 0.005%-й раствор гиббереллина;
15) 20%-й раствор сахара + 0.001%-й раствор бора + 0.005%-й раствор гиббереллина;
16) 0.001%-й раствор гиббереллина;
17) 10%-й раствор сахара + 0.001%-й раствор гиббереллина;
18) 20%-й раствор сахара + 0.001%-й раствор гиббереллина;
19) 20%-й раствор сахара + агар-агар+ + 0.001%-й раствор гиббереллина;
20) 20%-й раствор сахара + 0.001%-й раствор бора + 0.001%-й раствор гиббереллина.

ляется сравнительно высоким показателем, если учесть, что жизнеспособность пыльцы этого растения при определении ее на пероксидазу составляла лишь 27.1%.

У шести видов (см. табл. 1, №№ 7, 9, 11, 12, 19, 21) повышение количества проросшей пыльцы в вариантах с гибберелловой кислотой было незначительным. Однако длина пыльцевых трубок в оптимальных вариантах с гибберелловой кислотой была неизменно большей и в отдельных случаях превышала в 2 раза длину трубок лучших вариантов контроля.

У таких растений, как *Ligustrum compactum*, *Cerasus vulgaris* Mill. v. *semperflorens*, *Tilia platyphyllos*, *Picea pungens* Engelm f. *glauca* Reg., примененные концентрации гибберелловой кислоты не стимулировали прорастание пыльцы, и в вариантах с гибберелловой кислотой количество проросшей пыльцы было несколько меньше контроля или одинаковым, как например у *Spiraea japonica*. Наконец, пыльца двух видов — *Tilia tomentosa* и *Clematis manshyrica* не прорастала на всех двадцати вариантах опыта, включая и контроль.

Таким образом, у 22 видов или у 75.8% исследуемых растений гибберелловая кислота в той или иной мере стимулировала прорастание пыльцы. Низкий процент проросшей пыльцы у отдельных растений во всех 20 вариантах опыта, несмотря на относительно высокую жизнеспособность пыльцы, указывает на то, что ни один из двадцати вариантов среды не являлся оптимальным для проращивания.

Наоборот, у *Philadelghus lemoinei* 'Mont Blanc', *Sorbaria sorbifolia*, *Tilia praecax* количество проросшей пыльцы было значительно выше числа жизнеспособной пыльцы, определенной методом Шардакова. Этот факт говорит о том, что в данном случае варианты среды являются оптимальными для прорастания пыльцы. У отмечаемых растений имело место прорастание пыльцы даже с низкой жизнеспособностью. Пыльца этих растений обладала слабой интенсивностью окрашивания и при реакции на пероксидазу в учет не принималась.

Интересно отметить, что у таких растений, как *Eleagnus angustifolia*, *Pinus silvestris*, пыльца не прорастала ни на одном из вариантов контроля. Не прорастала она и на чистой гибберелловой кислоте. В сочетании же гибберелловой кислоты с раствором сахара пыльца прорастала.

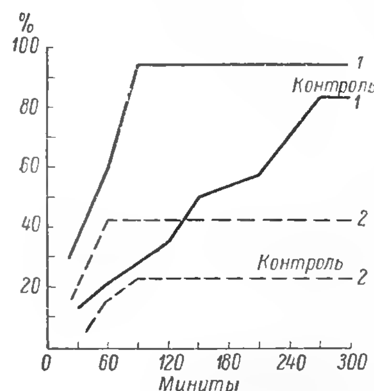
В то же время ряд растений — *Philadelphus lemoinei* 'Mont Blanc', *Ceanothus americanus*, *Sorbaria sorbifolia* и др., давали высокий процент прорастаемости пыльцы на чистых растворах гибберелловой кислоты.

Гибберелловая кислота, являясь очень сильным стимулятором роста, при отклонении от оптимальных концентраций в сторону их увеличения может выступить как ингибитор рассматриваемого процесса. Это наблюдалось у таких растений, как *Spiraea japonica*, *Cornus alba*, *Symphoricarpus racemosus*, у которых применение 0.01%-го раствора гибберелловой кислоты подавляло процесс прорастания пыльцы и проросших пыльцевых зерен не наблюдалось. Применение более слабых растворов (0.005, 0.001%) стимулировало этот процесс и процент проросшей пыльцы соответственно составлял: 75.0, 25.0 и 49.7.

Динамика прорастания пыльцы под действием гибберелловой кислоты

Для исследования были взяты растения с пыльцой, обладающей свойством прорастать в дистиллированной воде. Проращивание пыльцы проводилось одновременно в дистиллированной воде и в 0.005%-м растворе гибберелловой кислоты. Динамика прорастания пыльцы изучалась у *Sorbaria sorbifolia* и *Robinia pseudoacacia*.

На рисунке графически показано влияние гиббереловой кислоты на количество проросшей пыльцы через каждые 30 мин. с момента прорастания пыльцы. К проросшим пыльцевым зернам относились те, у которых длина пыльцевых трубок превышала диаметр пыльцевых зерен в 3 и более раза. Из рисунка видно, что пыльца, проращиваемая на гиббереловой кислоте, прорастает в больших количествах и достигает максимального процента за более короткие промежутки времени, чем на дистиллированной воде, т. е. обладает более высокой энергией прорастания.



Динамика прорастания пыльцевых зерен в искусственной среде у *Sorbus sorbifolia* (*1*) и у *Robinia pseudoacacia* (*2*) в зависимости от действия гиббереловой кислоты.

У пяти других видов (табл. 2) изучалось количество проросшей пыльцы, длина пыльцевых трубок в начале прорастания ее под влиянием гиббереловой кислоты, а также влияние кислоты на начало процесса прорастания пыльцы. Как показывают данные табл. 2, пыльца всех исследуемых растений, подвергшаяся воздействию гиббереловой кислоты, отличается от пыльцы, проращиваемой на дистиллированной воде, значительно большей длиной пыльцевых трубок, большим процентом прорастания пыльцевых зерен, учтенных к моменту начала прорастания. Так, длина пыльцевых трубок превышает контроль у *Hydrangea radiata* в 1.8 раза, у *Robinia pseudoacacia* в 3 раза, а у *Ceanothus americana* в 3.7 раза.

ТАБЛИЦА 2

Влияние гиббереловой кислоты на пыльцу в начале ее прорастания

Растения	Дата сбора пыльцы	Дата и время (в часах и минутах) посева пыльцы	Начало прорастания пыльцы (через часов, минут)		Средняя длина трубок (в μ, среднее из 20 измерений)		Процент проросших пыльцевых зерен (на начало прорастания)	
			на дистиллированной воде	на 0.005%-м растворе гиббереллина	на дистиллированной воде	на 0.005%-м растворе гиббереллина	на дистиллированной воде	на 0.005%-м растворе гиббереллина
Ceanothus americanus L.	1 VII	1 VII / 10 ч. 10 м.	1 ч. 20 м.	0—40	63	237	15.8	48.4
Cornus alba L. f. *argenteo-marginata* Rehd. .	25 VII	26 VII / 10 ч. 15 м.	0 » 40 »	0—25	20	35	4.3	8.9
Hydrangea radiata Walt.	25 VII	27 VII / 14 ч. 45 м.	1 » 00 »	0—20	92	169	36.4	54.7
Robinia pseudoacacia L.	23 VII	25 VII / 10 ч. 45 м.	0 » 40 »	0—20	23	77	5.2	16.3
Rosa rugosa Thunb. . .	21 VII	22 VII / 10 ч. 30 м.	0 » 30 »	0—20	108	123	8.0	24.7
Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br.	22 VII	23 VII / 10 ч. 05 м.	0 » 30 »	0—20	169	200	12.6	28.9
Tilia manshurica Rupr.	21 VII	22 VII / 10 ч. 00 м.	1 » 20 »	1—00	23	61	2.6	10.5

Процент проросших пыльцевых зерен у этих видов превышал контроль на 18—32%. Кроме того, у всех исследуемых растений намечается несколько более раннее во времени начало прорастания пыльцы под действием гиббереловой кислоты.

Можно предполагать, что аналогичные явления с пыльцой могут возникать в естественных условиях при обработке пестика соответствующими концентрациями гиббереловой кислоты.

Влияние гиббереловой кислоты на прорастание пыльцы после различных сроков ее хранения

При изучении этого вопроса бралась пыльца шести видов древесных растений. Хранение пыльцы производилось в стеклянных бюксах на свету при комнатной температуре. Изучение оптимальных условий хранения пыльцы в опытах не предусматривалось. Средами проращивания служили среды оптимальных вариантов первой серии опытов. Подсчет проросших пыльцевых зерен производился ежедневно. В табл. 3 для удобства пользования ею приводятся данные прорастания пыльцы по датам исследования в градациях через 4 дня.

Как показывает анализ данных табл. 3, пыльца *Catalpa bignonioides*, *Hydrangea radiata*, *Pinus banksiana*, *Sorbaria sorbifolia* в вариантах опыта с гиббереловой кислотой обладает большей продолжительностью сохранения всхожести, чем в условиях контроля.

У *Picea excelsa* и *Pinus sibirica* сроки сохранения всхожести пыльцы в днях на гиббереллине и контроле оказались одинаковыми. Но, сравнивая количество проросшей пыльцы этих видов по различным датам исследования, можно отметить значительное превышение его на гиббереллине. Количество проросшей пыльцы в вариантах на гиббереллине превышало таковое в контроле у *Picea excelsa* 23 VII в 1.2 раза, 28 VII в 2.4, 2 VIII в 3.5 и 6 VIII в 1.8 раза. Соответственно у *Pinus sibirica* процент прорастания по тем же датам исследования превышал контроль в 1.4, 1.4, 1.8 и 4.1 раза.

Аналогичные данные были выявлены и у пыльцы других исследуемых видов (табл. 3).

Выводы

1. Гиббереловая кислота стимулирует прорастание пыльцы некоторых древесных растений.

2. Степень влияния гиббереловой кислоты на прорастание пыльцы зависит от биологических особенностей вида и от применяемой концентрации гиббереловой кислоты.

3. Гиббереловая кислота усиливает рост в длину пыльцевых трубок у ряда древесных растений.

4. В повышенных концентрациях гиббереловая кислота может выступать как ингибитор процесса прорастания пыльцы.

5. В опытах на различных средах у пыльцы под действием гиббереловой кислоты намечалось более раннее начало прорастания. По-видимому, это явление может возникать и в естественных условиях при обработке пестика определенными концентрациями гиббереловой кислоты.

6. В целях повышения жизнеспособности пыльцы древесных растений, обладающих пыльцой с низкими биологическими свойствами, целесообразно испытать в качестве стимулятора жизнедеятельности пыльцы обработку ее гиббереловой кислотой в период нанесения ее на рыльце пестика.

ТАБЛИЦА 3

Влияние гиббереллововой кислоты на прорастание пыльцы некоторых древесных растений после различных сроков ее хранения

Растения	Дата сбора пыльцы	Количество проросшей пыльцы (в %) по датам исследования										Продолжительность сохранения всхожести пыльцы (в днях)	
		23 VII		28 VII		2 VIII		6 VIII		10 VIII			
		гибберел-лин	контроль	гибберел-лин	контроль	гибберел-лин	контроль	гибберел-лин	контроль	гибберел-лин	контроль	гиббереллин	контроль
Catalpa bignonioides Walt.	22 VII	36.2[1]/16	2.7[1]/4	5.0/16	0.0/4	4.5/16	0.0/4	0.0/16	0.0/4	0.0/16	0.0/4	10	6
Hydrangea radiata Walt.	25 VII	—	—	87.2/6	77.2/1	2.9/6	0.0/1	1.5/6	0.0/1	0.0/6	0.0/1	11	7
Picea excelsa Link.	28 V	9.4/12	7.4/5	9.2/12	3.8/5	8.4/12	2.4/5	2.0/12	1.1/5	0.0/12	0.0/5	69	69
Pinus bankstana Lamb.	1 VI	73.0/12	30.0/1	64.1/12	18.7/1	10.4/12	3.6/1	2.7/12	0.0/1	0.0/12	0.0/1	67	63
P. sibirica (Rupr.) Mayr	3 VI	52.3/11	37.5/1	40.4/11	28.4/1	38.4/11	20.6/1	10.4/11	2.5/1	0.0/11	0.0/1	64	64
Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br.	22 VII	94.4/16	83.7/4	26.5/16	19.3/4	2.5/16	2.1/4	2.0/16	0.0/4	0.0/16	0.0/4	14	10

[1] В числителе — процент проросшей пыльцы, в знаменателе — номер варианта опыта (см. «Варианты опыта» на стр. 1128).

7. Обработка пыльцы гиббереллловой кислотой определенных концентраций способствует более длительному сохранению способности к прорастанию и может иметь практическое применение в гибридизационных работах.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов П. Л. (1935). О способах хранения пыльцы древесных пород в связи с селекцией. Сов. бот., 1. — Дорошенко А. В. (1928). Физиология пыльцы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 18. — Кауров И. А. (1955). Жизнеспособность пыльцы и плодоношение дальневосточных пород в районе Ленинграда. Техн. информ. по результ. исслед. работ Ленингр. лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, 28. — Кауров И. А. (1957). Жизнеспособность пыльцы дальневосточных древесных пород в течение суток. Бот. журн., 2. — Машкин С. И. (1960). Изучение жизнеспособности пыльцы и рылец цветков, развившихся на срезанных ветвях. Бот. журн., 4. — Мичурин И. В. (1948). Принципы и методы работы. Соч., 1. — Нестерович Н. Д. (1955). Плодоношение интродуцированных древесных растений и перспективы разведения их в Белорусской ССР. — Никитин И. Н. (1934). Влияние лучей Рентгена на семена и пыльцу древесных пород. Тр. ЦНИИЛХ, 1. — Потанина Н. Д. и В. Н. Шмигель. (1960). Влияние электростатического поля высокого напряжения на пыльцу некоторых плодовых культур. Бот. журн., 2. — Слудская М. Н. (1940). О влиянии гетероауксина на прорастание старой пыльцы. ДАН УССР, 2. — Шардаков В. С. (1940). Реакция на пероксидазу, как показатель жизнеспособности пыльцы растений. ДАН СССР, 26, 3. — Brink R. A. (1924). Preliminary study of role of salts in pollen tube growth. Bot. Gaz., 78. — Chandler C. (1957). Studies on the effect of gibberellic acid on pollen-tub. growth. Plant physiol., 32 (Suplement) : 32—33. — Iost L. (1905). Zur Physiologie des Pollens. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellschaft., 23. — Kato J. (1955). Bot. Gaz., 117, 1 : 16—24. — Knowlton H. E. (1922). Studies in pollen with Special refrence to longevity. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., Mem. 52.

Центральный ботанический сад
Академии наук Белорусской ССР,
Минск.

THE EFFECT OF GIBBERELLINE ON THE GERMINATION OF THE POLLEN OF SOME TREE SPECIES

By I. A. Kaurov and V. S. Vakula

SUMMARY

Twenty different variants of the experiments on the germination of the pollen of 29 tree species have been carried out by the authors, including those with and without the application of gibberellic acid. The stimulating effect of gibberellic acid both on the ger mination of pollen and on the growth of pollen tubes has been established. The excessive concentrations of gibberellic acid were observed to inhibit the germination of pollen. The application of gibberellic acid in definite concentrations proved to be favourable for the retention, for a long time, of the germinating capacity of the pollen of some tree species.

В. А. Сурков

ОНТОГЕНЕЗ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ЧЛЕНОВ ЦВЕТКА У ЗЛАКОВ

С 6 рисунками

(Получено 16 III 1960)

Цветок злаков, обладая рядом особенностей строения, затрудняющих морфологическое определение его частей, с давних пор привлекал к себе внимание ботаников. Изучению его посвящено большое количество работ отечественных и зарубежных авторов, выполненных главным образом в течение прошлого столетия (Esenbeck, 1830; Kunth, 1833; Wigand, 1854; Schenck, 1867; Шмальгаузен, 1870; Eichler, 1875; Beherens, 1877; Hackel, 1890; Čelakovsky, 1895, и др.).

На основании этих, а также целого ряда других морфологических работ и филогенетических соображений (Козо-Полянский, 1928, 1936, Тахтаджян, 1948, и др.) сложилась современная теория цветка злаков, основные положения которой вошли в вузовские учебники ботаники (Страсбургер, 1904; Алехин и др., 1940; Культиасов, 1955). Согласно этой теории цветок злаков выводится из цветка лилейных и поэтому считается, что члены его располагаются на цветоложе трехчленными кругами (теоретическая диаграмма), при этом тычинки располагаются двумя самостоятельными кругами выше кругов околоцветника. Все члены цветка рассматриваются как метаморфизированные листья.

Исследования процесса формирования цветка некоторых злаков, проведенные нами в связи с изучением общего хода морфогенеза надземных органов растений, обнаружили ряд фактов, несовместимых с этими общепринятыми представлениями. Прежде всего это касается расположения частей цветка и морфологической природы некоторых из них.

Анализ литературных данных показывает, что в отношении цветка злаков не приводится таких фактов, которые неопровержимо доказывали бы листовую природу его частей. Очевидно, что представление об этом основывается на общих положениях эвантовой теории, в соответствии с которой цветок определяется как метаморфизированный побег. А так как побег состоит из стебля и расположенных на нем листьев, то следует логический вывод, что стебель образует цветоложе, а прочие части цветка образуются из листовых зачатков.

Однако еще Б. М. Козо-Полянский (1951) отмечал, что стебель, кроме листьев, может нести и другие боковые органы. Из этих последних, как нам кажется, исключительного внимания заслуживают пазушные точки роста, наличие которых в цветке в подавляющем большинстве случаев не обсуждается и остается незамеченным. Но так как при переходе растений к репродуктивному развитию образование пазушных точек роста не прекращается, а наоборот превалирует над заложением листовых зачатков (Сурков, 1959а), то образование их в цветке вполне допустимо

теоретически и легко подтверждается экспериментально. В связи с этим становится совершенно непонятным, почему не эти меристематические ткани, в которых, как известно, свершаются стадийные изменения (Яковлев, 1951; Лысенко, 1952), а аппендикулярные образования (листовые зачатки) должны стать органами, завершающими цикл онтогенеза, т. е. выполнять функцию спорообразования.

Факты, приводимые обычно для подтверждения листовой природы тычинок: наличие переходных форм между тычинками и лепестками в цветках некоторых растений, явления махровости, тератологические данные и т. д. нельзя считать достаточным доказательством этого положения, так как они могут быть объяснены, исходя не только из листовой, но и из осевой природы тычинок, если принять во внимание известные в ботанике явления пролификации, срастание меристем тычинок и членов околоцветника, наползание кроющего листа на пазушный побег, явление атрофии зачатков тычинок на ранних фазах их развития и т. п.

История учения о природе органов цветка показывает, что многие ботаники на основании морфолого-анатомических исследований приходили к мысли об осевой природе тычинок и нуцеллюса семяпочки. Несмотря на критику этих работ сторонниками эвантовой теории (Козо-Полянский, 1936; Тахтаджян, 1952), они заслуживают определенного внимания. Указание на то, что тычинки казуарин являются измененной осью, имеется уже у Кауфмана (Kaufmann, 1869 г.).[1] Магнус (Magnus, 1869 г)[1] нашел, что не только тычинки, но и семяпочки у исследованного им рода являются метаморфизированным стеблем. Райтер (Reither, 1876) обнаружил признаки осевой природы тычинок у некоторых тыквенных. Участие тканей листа в образовании семяпочки и пыльников отрицает и М. С. Яковлев (1951). Наиболее обстоятельные доказательства осевой природы тычинок имеются в работах Л. М. Кречетовича (1952). В исследованиях В. Г. Александрова и А. В. Добротворской (1956, 1957) также обнаруживаются некоторые противоречия широко распространенному представлению о тычинках как листовых образованиях.

В течение периода с 1953 по 1958 г. мы производили работы по изучению этапов морфогенеза злаков. Как выяснилось в процессе этих работ, два последних этапа морфогенеза представляют собою дифференциацию верхушечной меристемы оси цветка (цветкового бугорка) и формирование членов цветка (Сурков, 1959б). Ниже излагается материал, касающийся этих двух этапов.

Методика

Исследование проводилось на живом материале. Растения выращивались на грядках или в специальных вазонах. Посев производился в несколько сроков, чтобы всегда иметь разновозрастные экземпляры для исследования. Начиная со всходов, через определенные промежутки времени часть растений выкапывалась, конус нарастания обнажался и просматривался с помощью микроскопа МБС-2. Различные состояния точки роста соцветия и цветкового бугорка зарисовывались, и по серии таких рисунков составлялась схема последовательных фаз заложения и формирования частей цветка и соцветия. При изучении формирования цветка ржи применялись специальные воздействия на растения (Сурков, 1959б).

Для удобства изложения мы распределили цветки изученных растений в четыре группы, руководствуясь при этом особенностями строения и характером заложения их членов: 1) трехтычиночные цветки с тремя зачатками околоцветных чешуй, 2) трехтычиночные цветки с двумя зачатками околоцветных чешуй, 3) двухтычиночные цветки, 4) шеститычиночные цветки. Эти группы, как будет видно из дальнейшего изложения, у рассмотренных растений имеют довольно четкие различия. Однако, не имея доста-

[1] Приводится по Reither, 1876 г.

точного материала, мы не склонны придавать такому делению обобщающего значения для всего семейства злаков и пользуемся им с узко практическими целями лишь применительно к данному случаю.

1. Трехтычиночные цветки с тремя зачатками околоцветных чешуй. Из представителей этой группы были исследованы рожь 'Вятка', овес 'Победа' и пшеница 'Лютесценс 62'. В качестве примера мы рассмотрим заложение членов цветка у овса, где наиболее четко проявляются все детали этого процесса.

Точки роста цветков (цветковые бугорки) у злаков располагаются по бокам колосковой оси в пазухах листовых зачатков (рис. 1, *А*, *1*), из которых в дальнейшем формируются нижние цветковые чешуи. Как первый признак начавшейся дифференциации цветкового бугорка па одной из его сторон появляется складка меристематической ткани (*Б*, *2*), по форме и положению совершенно сходная с зачатками листьев вегетативных побегов и соцветия, что дает основание считать ее также зачатком листа (листовой валик).

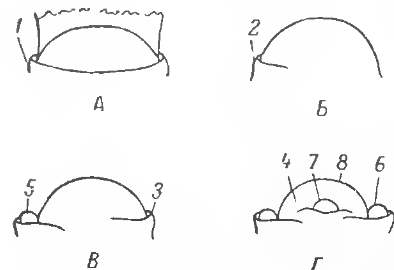


Рис. 1—6. Дифференциация верхушечной меристемы оси цветка.
Пояснения в тексте.

Вскоре с противоположной стороны от него и немного выше появляется второй листовой валик (*В*, *3*). Одновременно с этим в пазухе первого листового валика появляется точка роста (*5*). Расположение и сферическая форма этой точки роста показывают полное ее сходство с боковыми точками роста вегетативного побега и зачаточного колоса, которые являются несомненными осевыми образованиями. Учитывая то, что цветок также является своеобразным побегом на определенном этапе морфогенеза, эту точку роста следует считать точкой роста бокового побега, но здесь она выполняет функцию зачатка тычинки (тычиночный бугорок).

После заложения этого тычиночного бугорка, в пазухе второго листового валика появляется второй тычиночный бугорок (*Г*, *6*), во всем сходный с первым, но расположенный, как видно на рисунке, выше и с противоположной стороны от него. Одновременно с этим появляется третий листовой валик (*1*). Он отличается от предыдущих меньшими размерами и расположен несколько выше их с передней стороны цветка, деля пополам угол между первыми листовыми валиками с тычиночными бугорками с этой стороны цветка.

Очень скоро в пазухе третьего листового валика появляется третий тычиночный бугорок (*Г*, *7*). Верхушка цветкового бугорка принимает на себя функцию пестичного бугорка (*8*).

В процессе дальнейшего развития цветка происходит смещение тычиночных бугорков по окружности цветкового бугорка так, что угол расхождения между ними устанавливается в 120°. Первый и второй листовой валики, разрастаясь, соединяются краями своих оснований на задней стороне цветка и срастаются, образуя верхнюю цветковую чешую. Третий листовой валик, наоборот, раздваивается. Средняя его часть, лежащая против тычиночного бугорка, прекращает рост, сливается с основанием тычинки и может быть обнаружена на ранних этапах в виде валика, боковые же доли образуют в дальнейшем 2 лодикулы.

Одновременно с формированием чешуек околоцветника происходит дифференциация тычиночных и пестичного бугорков. Кречетович Л. М. (1952) утверждал, что 4 доли пыльника тычинки, соответствующие пыльцевым гнездам, возникают в процессе дихотомического ветвления тычиночного бугорка. Наши наблюдения полностью согласуются с этим утверждением.

Уместно заметить, что дихотомическое ветвление в репродуктивной сфере злаков — явление нередкое. Ветвление близкое к дихотомическому можно наблюдать на первичных колосковых бугорках соцветия овса; у кукурузы дихотомия четко проявляется при заложении точек роста простых колосков и мужского и женского соцветий.

Схема дифференциации тычиночного бугорка показана на рис. 2. Вначале тычиночный бугорок имеет куполообразную форму (*А*). Затем верхушка его становится плоской, а основание несколько разрастается в направлении окружности цветка так, что сечение бугорка приобретает овальную форму (*Б*). На уплощенной верхушке тычиночного бугорка возникают две точки роста (*В*), которые несколько разрастаются, и между ними вдоль всего тычиночного бугорка образуется бороздка, делящая его на 2 части (*Г*). На обеих половинках с внешней стороны под углом в 90° к первой бороздке образуется еще по одной такой же бороздке, доходящей до вершины тычинки. Вследствие этого обозначаются обе пары пыльцевых гнезд пыльника, после чего под его основанием вставочным ростом начинает формироваться тычиночная нить.

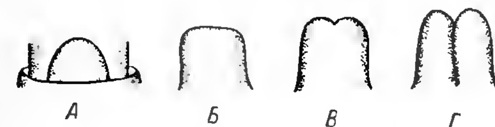


Рис. 2.

Дифференциация пестичного бугорка осуществляется очень просто и поразительным образом напоминает в первый период дифференциацию точки роста вегетативного побега. Ввиду наличия различных мнений о числе карпелей завязи злаков рассмотрим детали процесса дифференциации пестичного бугорка.

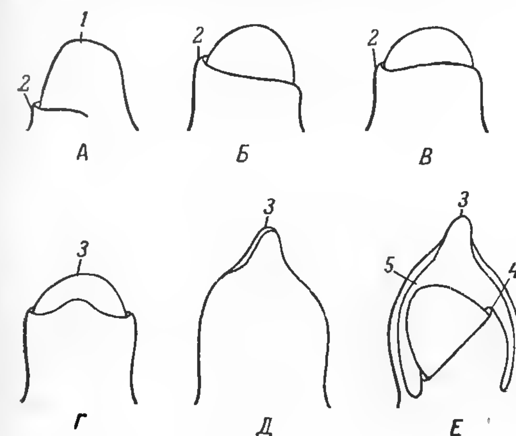


Рис. 3.

Одновременно с началом дифференциации тычиночного бугорка начинается вытягивание и пестичного бугорка (рис. 3, *А*, *1*). Вскоре у его основания появляется складка ткани, представляющая собою типичный валик (*2*), который, разрастаясь по окружности пестичного бугорка, соединяется своими краями с обратной его стороны. Вместе с тем валик растет и в высоту, так что вскоре принимает вид муфты (*Б*, *2*), которая одевает нижнюю часть пестичного бугорка. Уже теперь нетрудно признать в этом образовании развивающийся плодолистик. На рисунке показано, что вначале отдельные участки плодолистика имеют различную высоту и, что очень важно отметить, наиболее высокой является та его часть, которая образована серединой листового валика; никаких других возвышений в это время на плодолистике нет. Но вскоре положение меняется. Средняя, высокая, часть начинает отставать в росте, а верхние края плодолистика выравниваются по высоте (*В*, *2*). После этого на краях плодолистика возникают 3 возвышения (*Г*, *3*), располагающиеся на противоположных сторонах от его средней, вначале более высокой, части. В процессе дальнейшего роста края плодолистика полностью закрывают

верхушку пестичного бугорка и срастаются между собою (*Д*), а отмеченные выше возвышения на нем постепенно образуют 2 столбика с рыльцами.

Подобная картина формирования стенки завязи наблюдалась у всех рассмотренных нами растений.

В последнее время с критическим обсуждением теорий строения пестика злаков выступил Н. Н. Каден (1958а, 1958б). На основании глубокого анализа обширного литературного материала он пришел к выводу, что наиболее обоснованной является уникарпелярная теория. Отмеченные здесь особенности онтогенеза завязи являются еще одним доводом в пользу этой точки зрения.

Если отпрепарировать стенку молодой завязи, то можно видеть, что на пестичном бугорке, со стороны противоположной месту возникновения зачатка плодолистика, появляется второй такой же листовой валик (*Е*, *4*), который подобно плодолистику обрастает верхушку пестичного бугорка, образуя интегумент семяпочки, а закрытая им точка роста становится нуцеллюсом семяпочки (*5*).

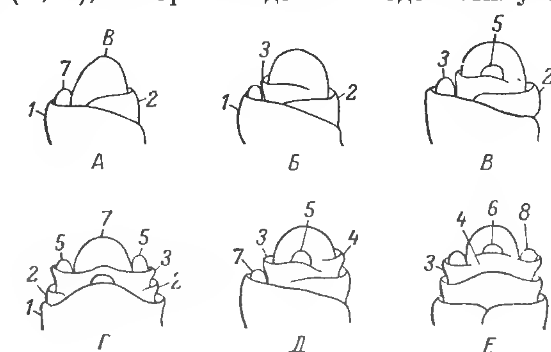


Рис. 4.

У других представителей этой группы обнаруживаются некоторые индивидуальные особенности в формировании цветка, но принципиального значения они не имеют.

2. Трехтычиночные цветки с двумя зачатками околоцветных чешуй. Исследование проводилось на кукурузе сорта Немчиновская. В колоске кукурузы, как известно, первоначально закладываются 2 цветка, но полного развития в большинстве случаев достигает только один из них — нижний. На основании ряда исследований, этот цветок признан ложнотерминальным (Schuster, 1909). Нам представляется, что практически не может быть такого случая, когда бы переход боковой точки роста в центральное положение не оставил никаких следов в процессе онтогенетического формирования цветка. В связи с этим небезынтересно рассмотреть процесс дифференциации колоскового бугорка кукурузы.

Точка роста простого колоска кукурузы представляет бугорок меристематической ткани, сидящий в пазухе листового валика на боковой оси соцветия. В процессе дифференциации на нем в акропетальном порядке возникают 3 листовые валика. В пазухе верхнего листового валика (рис.4, *А*, *1*) появляется первый цветковый бугорок (*7*). При этом центральная точка роста оси колоска (*8*) остается на своем месте без каких-либо признаков редукции. Вскоре на ней возникает еще один листовой валик (*2*), располагающийся в обычном порядке, т. е. с противоположной стороны от ниже лежащего листового валика. Если бы замена центральной точки роста боковой происходила в это время, то прежде всего должна была бы образоваться боковая точка роста в пазухе возникшего листового валика, а с противоположной стороны от него должен был обнаружиться хотя бы незначительный остаток центральной точки роста. Однако ничего подобного не удается выявить при самых тщательных наблюдениях. Между тем именно в этот момент происходит функциональное превращение точки роста колоска в цветковый бугорок, так как в дальнейшем на ней начинают закладываться части цветка.

Таким образом, с онтогенетической точки зрения цветок кукурузы является подлинно терминальным.

В процессе дифференциации цветкового бугорка вначале появляется листовой валик (*Б*, *В*), охватывающий более половины окружности бугорка. В следующий момент в пазухе этого листового валика возникают два тычиночных бугорка (*В*, *5* и *Г*, *6*), располагающиеся по краям листового валика с двух противоположных сторон от центральной точки роста. Такое коллатеральное расположение боковых точек роста в пазухе листа для кукурузы — явление не исключительное, оно наблюдается также и при заложении первичных колосковых бугорков в ее соцветии.

После возникновения двух указанных тычиночных бугорков на цветковом бугорке появляется еще один листовой валик (*Д*, *4*), расположенный выше и с противоположной стороны от предыдущего валика. В пазухе его возникает третий тычиночный бугорок (*Е*, *6*). Точка роста (*8*), являющаяся продолжением оси колоска и цветка, принимает на себя функцию пестичного бугорка и в процессе дифференциации создает зачатки плодолистика, интегументов и, наконец, превращается в нуцеллюс семяпочки. Весь этот процесс происходит так же, как и у овса, отличаясь лишь несущественными деталями. То же можно сказать и в отношении дифференциации тычиночных бугорков.

Листовые валики в процессе развития цветка получают следующее назначение: листовой валик *2* превращается в нижнюю цветковую чешую, которая располагается здесь вследствие этого на оси цветка; из листового валика *3* формируется верхняя цветковая чешуя. В отличие от предыдущей группы цветков здесь она образована одним листовым зачатком, на что уже указывалось в работах И. И. Шмальгаузена и других авторов. Лодикулы формируются так же, как и у овса, из зачатка кроющего листа третьей тычинки, за счет его боковых долей.

3. Двухтычиночные цветки. Формирование двухтычиночного цветка нами изучалось на душистом колоске (*Anthoxanthum odoratum* L.). Своеобразие цветка этого растения привлекало внимание многих морфологов (Döll, 1868; Eichler, 1875; Čelakovsky, 1895; Schuster, 1909; Розанова, 1925). Исследователями были предложены различные, большей частью противоречивые, толкования его частей и возможных изменений в цветке душистого колоска, обусловивших отклонения от характерного для злаков трехчленного типа строения.

Между тем формирование двухтычиночного цветка в онтогенезе идет чрезвычайно просто и настолько закономерно и последовательно, что невольно возникает предположение, не является ли именно двухтычиночный цветок типичным для злаков, а остальные формы цветка лишь усложненными вариациями его.

Так как у *Anthoxantum odoratum* в колоске имеется лишь один цветок, то представляется целесообразным рассмотреть его формирование, начиная с дифференциации колоскового бугорка.

В процессе дифференциации колоскового бугорка прежде всего в обычном порядке возникают 4 одинаковые листовые валика (рис. 5, *А*, *1—4*), не имеющих в своих пазухах никаких признаков боковых точек роста. Затем образуется еще один листовой валик (*5*), отличающийся меньшими размерами в направлении окружности точки роста (*Б*); через некоторое время в пазухе его появляется первый тычиночный бугорок (*8*). После этого с противоположной стороны от пятого листового валика и несколько выше его закладывается шестой листовой валик (*В*, 6) с пазушной точкой роста, являющейся вторым тычиночным бугорком (*Г*, *9*). В следующий момент можно наблюдать появление еще одного листового валика (*Д*, *7*), расположенного выше обоих тычиночных бугорков на одной ортостихе с пятым листовым валиком. Пазушной точки роста у него не образуется.

В процессе дальнейшего развития из этого листового валика образуются стенки завязи. Центральная точка роста цветка (верхушка пестичного бугорка) описанным выше способом формирует семяпочку, из боковых точек роста (тычиночных бугорков) образуются тычинки, а из шести нижних листовых валиков формируются 6 чешуек, характерных для колоска этого растения.

Из рассмотренного материала видно, что у душистого колоска наиболее четко проявляется сходство ранних этапов формирования цветка и вегетативного побега, а вследствие этого наглядно выявляется осевая природа тычинок. Кроме того, этот материал позволяет сделать некоторые замечания по спорным вопросам, касающимся строения цветка душистого колоска в целом.

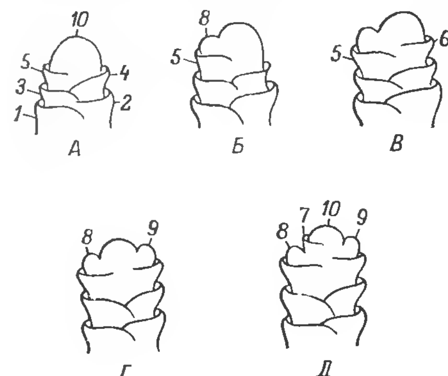


Рис. 5.

М. А. Розанова и некоторые другие авторы считают цветок этого растения голым и находящимся в пазухе шестой чешуи. Но зачаток этой чешуи образуется, как мы видели, на оси цветка. В пазухе его действительно имеется боковая точка роста, но она является тычиночным бугорком и при дифференциации из него развивается не цветок, а тычинка. То же самое происходит и в пазухе пятого листового валика. Следовательно, цветок занимает здесь терминальное положение, его цветоложе и нуцеллюс являются продолжением оси колоска. Его нельзя считать голым, так как пятая и шестая чешуи являются кроющими листьями тычинок и по аналогии с цветками других злаков должны быть рассматриваемы как члены околоцветника. 4 нижние чешуи колоска являются прицветниками, их можно гомологизировать с колосковыми и нижними цветковыми чешуями других злаков.

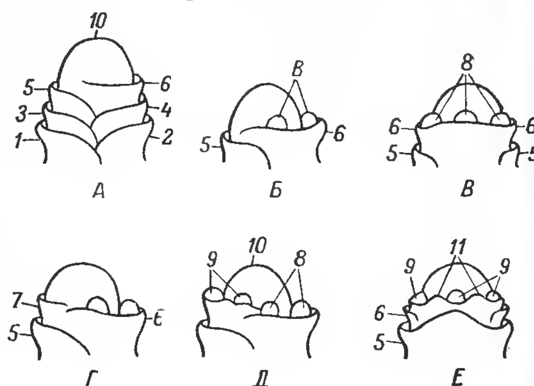


Рис. 6.

4. Цветки с шестью тычинками. Объектом исследования служил рис сорта 'Краснодарский'. Хотя цветок риса внешне менее всего обнаруживает сходство с цветком душистого колоска, однако процесс дифференциации колосковых и цветковых бугорков у этих растений происходит в основном однотипно.

На колосковом бугорке обычным способом закладываются 5 листовых валиков (рис. *6, А*), которые не несут пазушных точек роста. Листовой валик (*6*), возникающий после них, отличается значительно большей длиной по окружности точки роста. В пазухе его образуются одновременно 3 коллатеральные точки роста — тычиночные бугорки (*Б*, 8). 2 из них располагаются так, как у кукурузы — у концов листового валика, а третий — против его середины (В).

В следующий момент выше шестого листового валика и с противоположной от него стороны возникает новый листовый валик (*Г, 7*), а затем еще 3 тычиночные бугорка (*Д* и *Е, 9*), располагающиеся в пазухе этого листового валика. В момент заложения крайние тычиночные бугорки первой и второй тройки оказываются сближенными по окружности центральной точки роста. Впоследствии углы расхождения между всеми тычинками становятся приблизительно равными. Центральная точка роста цветка, после заложения шести тычиночных бугорков, становится пестичным бугорком, который одновременно с тычиночными бугорками дифференцируется описанным выше способом. В это же время из шестого листового валика образуется внутренняя цветковая чешуя, а из седьмого — 2 лодикулы (*Е*, *11*). Остальные 5 листовых валиков образуют чешуи, которые, как и у душистого колоска, можно считать гомологами колосковых и нижних цветковых чешуй других злаков.

Рассмотренный материал показывает, что, несмотря на целый ряд индивидуальных особенностей процесса формирования цветков, которые проявляются у различных представителей семейства злаков, дифференциация цветкового бугорка у них осуществляется по единому принципу. Этот принцип заключается в том, что цветковые бугорки, являющиеся точками роста побега на определенном этапе онтогенеза, образуют некоторое количество зачатков листьев и пазушных точек роста. Эти образования внешне сходны с таковыми вегетативного побега, но из них, а также и из центральной точки роста, в силу целого ряда внутренних причин, обусловленных процессом развития и при благоприятных условиях, формируются не вегетативные органы, а члены цветка. На основании этого материала складывается следующее представление о морфологической природе частей цветка злаков.

Нижняя цветковая чешуя латеральных цветков является кроющим листом цветка и, следовательно, она не имеет прямого отношения к околоцветнику. У терминально расположенных цветков она находится на одной оси с цветком и может быть определена как прицветник.

Верхняя цветковая чешуя и лодикулы во всех случаях являются кроющими листьями тычинок, а поэтому их и следует считать собственно околоцветником. В формировании верхней цветковой чешуи могут принимать участие как один (кукуруза, рис и др.), так и два (пшеница, рожь, овес и др.) листовых зачатка. Лодикулы, по-видимому, во всех случаях, образуются из одного листового примордия за счет его боковых долей. У душистого колоска раздвоения этого листа не происходит.

Тычинки цветков всех рассмотренных растений являются разветвленными осями, лишенными листовых образований. Доказательством этого служит порядок заложения, радиальная форма и дихотомическое ветвление тычиночных бугорков, пазушное положение тычинок в отношении листочков околоцветника, а также случаи превращения тычиночных бугорков в цветковые бугорки (Сурков, 1959а).

Плодолистик в цветке злаков образует только стенку завязи, столбики и рыльца пестика. У всех рассмотренных нами растений имеется лишь один плодолистик, который развивается из одного единственного листового валика, возникающего на пестичном бугорке до начала формирования семяпочки. Многочисленные теории о трехкарпеллярности завязи злаков (Wigand, 1854; Schuster, 1909; Александров и Александрова, 1939) при онтогенетическом исследовании не находят никакого подтверждения. Да и сама идея трехкарпеллярности теряет всякий смысл, так как в онтогенезе цветка злаков обнаруживается, что части его первона-

чально располагаются не трехчленными мутовками, как предполагалось, а поочередно, подобно листьям и пазушным точкам роста на вегетативном побеге.

Семяпочка является продолжением оси, на которой располагаются все нижележащие части цветка. При этом интегументы (по крайней мере нижний из них) являются видоизмененными листьями, сидящими на этой же оси, а нуцеллюс ее образован апикальной частью пестичного бугорка и, следовательно, представляет собою верхушечную меристему стебля на заключительном этапе онтогенеза спорофита.

Из последних работ, касающихся обсуждаемого вопроса, нельзя обойти работы М. И. Савченко. В одной из них (Савченко, 1957) на основании анализа обширной литературы и своих собственных исследований анормального развития гинецея махровой вишни автор приходит к совершенно противоположному выводу в отношении природы семяпочки по сравнению с нашими данными. По Савченко, семяпочка покрытосемянных является производным плодолистика, сосочковидным выростом на нем, получившим соответствующие изменения в связи с выполняемой функцией. Нам трудно объяснить это противоречие, так как наши исследования выполнены на различных объектах. Не исключена возможность, что в различных группах растительного мира может иметь место различное морфологическое решение этой проблемы.

Если стадийные изменения происходят в точках роста побегов, то естественно ожидать, что именно из ткани точки роста будет формироваться семяпочка, выполняющая заключительный акт развития — спорообразование, независимо от того, как морфологически эти ткани будут в дальнейшем представлены.

На основании изложенного материала цветок злаков можно определить как разветвленный побег, боковые члены которого — зачатки листьев и пазушных побегов, а также центральная точка роста, — пройдя определенный путь развития, приобрели способность к осуществлению функции полового размножения и в соответствии с этой функцией изменили свою форму.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1939). Морфология завязи и молодого плода пшеницы. ДАН СССР, 23, 4. — Александров В. Г. и А. В. Добротворская. (1956). Об образовании и морфологической сущности тычинки покрытосеменных растений. ДАН СССР, 110, 5. — Александров В. Г. и А. В. Добротворская. (1957). Об андроцее у омелы. ДАН СССР, 112, 5. — Алехин В. В. и др. (1940). Курс ботаники, 1. — Каден Н. Н. (1958а). Апокарпия гинецея и плода злаков по данным сравнительной морфологии. Научн. докл. высш. школы, 3, Биологические науки. — Каден Н. Н. (1958б). Апокарпия гинецея и плода злаков по данным тератологии. Научн. докл. высш. школы, 4, Биологические науки. — Козо-Полянский Б. М. (1928). Предки цветковых растений. — Козо-Полянский Б. М. (1936). О природе цветка *Angiospermae*. Тр. Воронежск. гос. унив., 9, 1. — Козо-Полянский Б. М. (1951). Против идеализма в морфологии растений. Бот. журн., 2. — Кречетович Л. М. (1952). Вопросы эволюции растительного мира. — Культиасов М. В. (1955). Ботаника, 2. — Лысенко Т. Д. (1952). Агробиология. — Розанова М. А. (1925). Морфогенез колоска *Anthoxanthum odoratum* (L.). Журн. Русск. бот. общ. 1—2. — Савченко М. И. (1957). К вопросу о природе семезачатка покрытосеменных на примере махровой вишни (*Cerasus vulgaris* Mill. flore pleno Hort.). Тр. бот. инст. АН СССР, сер. 7, 4. — Страсбургер Э. (1904). Учебник ботаники для высших учебных заведений. — Сурков В. А. (1959а). О возникновении и природе ветвистых колосьев в посевах обычных сортов злаков. Физиолог. раст., 6, 1. — Сурков В. А. (1959б). Физиолого-морфологические предпосылки ветвления колоса ржи Вятки. Уч. зап. Ленингр. педагог. инст. им. А. И. Герцена, 192. — Тахтаджан А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджан А. Л. (1952). Теломная теория и «новая морфология». Бот. журн., 5. — Шмальгаузен И. И. (1870). О последовательности образования побегов в соцветиях злаков. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 1. — Яковлев М. С. (1951). О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 2. — Beherens. (1877). Notiz zur Kenntnis der Gramineenblüthe. Bot. Zeit., 27. — Eichler. (1875). Blüthendiagramme, I. — Magnus (1869). Zur Morphologie der Gattunh Najas. Bot. Zeit., 46. — Reither E. (1876). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blüthe. Bot. Zeit., 25. — Schenck. (1867). Untersuchungen über den Bau der Grasblüthe. — Schuster J. (1909). Über der Morphologie der Grasblüthe. Flora, 100, 1. — Čelakovsky. (1895). Das Reductionsgesetz der Blüthen, das Deboublement und die Obdiplostemania. — Wigand. (1854). Beitrag zur Morphologie der Grasblüthe aus der Entwicklungsgeschichte.

Крымский сельскохозяйственный
институт им. М. И. Калинина,
Учхоз Салгирка, Симферополь.

THE ONTOGENESIS AND THE MORPHOLOGICAL NATURE OF FLOWER PARTS IN *GRAMINEAE*

By V. A. Surkov

SUMMARY

The article comprises a review of the literature on the problem and the results of the author's own studies (1953—1958) of the stages of morphogenesis in *Gramineae*. The differentiation of the apical meristem of the flower axis and the formation of flower parts were studied. The author regards the flower of *Gramineae* as a branching shoot the lateral parts of which, as well as the central growing point, having passed a certain course of development, have acquired the capacity of the accomplishment of the function of sexual reproduction and, accordingly, have undergone corresponding changes in their form.

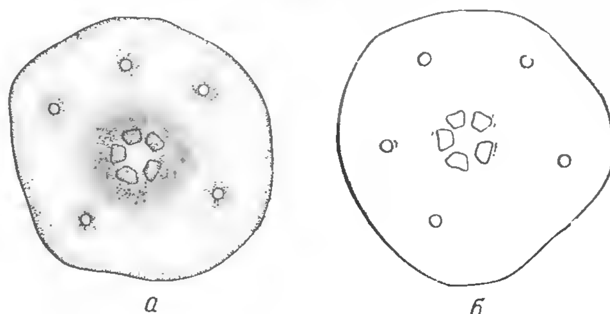
МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Р. К. Саляев

БЫСТРЫЙ МЕТОД ГИСТОХИМИЧЕСКОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ В РАСТИТЕЛЬНЫХ ОБЪЕКТАХ

С 1 рисунком

Определение свободных аминокислот в растительных тканях методами, разработанными для животных объектов, часто не дает ожидаемого результата. Это связано в первую очередь со значительным вымыванием аминокислот в период фиксации и дальнейшей обработки объекта. Использование нефиксированного материала также недостаточно эффективно, так как реакция с нингидрином при обыкновенной температуре протекает крайне медленно и большинство аминокислот оказывается вымытым из среза. Так происходит, например, при проведении реакции, предложенной Иазума



Срезы с нефиксированного молодого побега сосны обыкновенной.

а — срез, обработанный нингидрином в глицерине; *б* — срез, обработанный тем же реактивом после промывки в горячей воде и спирте.

и Ишикава, когда срезы выдерживаются в спиртовом растворе нингидрина несколько часов (Iasuma, Ichikawa, 1953). Для быстрого окрашивания реакцию с нингидрином необходимо проводить при более высокой температуре (105—110°). Ясно, что растворы нингидрина в спирте и других низкокипящих жидкостях в этом случае окажутся непригодными. Использование водного раствора нингидрина с последующим нагреванием до 100° (Роскин и Левинсон, 1957) также не дало четких результатов. Поэтому были предприняты поиски других растворителей, применение которых позволило бы проводить нингидриновую реакцию при более высокой температуре. Наиболее удачные результаты дало применение 2%-го раствора нингидрина в чистом дистиллированном глицерине. Эта жидкость слабо испаряется, обладает высокой температурой кипения и достаточно вязкой консистенцией. Последнее в значительной степени препятствует быстрому вымыванию аминокислот из среза.

Нингидрин растворяется непосредственно в глицерине при нагревании. Приготовленный реактив часто имеет синеватый оттенок, но это не мешает определению. Появления синеватого оттенка можно избежать, если нингидрин предварительно растворить в абсолютном спирте, разбавить таким же количеством глицерина и полученную жидкость упарить под вакуумом до первоначального объема.

Определение производится в следующем порядке. С нефиксированного объекта делаются срезы или от руки (в бузине), или на замораживающем микротоме. Срез помещается на предметное стекло и заключается в каплю реактива. Нагревание производится в термостате при температуре 105—110° или на спиртовке до момента появления белых паров глицерина. Окрашивание обычно наступает сразу или спустя 30—60 сек. Для контроля употребляются срезы, промытые в горячей воде и спирте. С этой же целью можно пользоваться блокирующими аминокислоты реакциями: дезаминированием в HNO_2 (при 0°), ацетилированием 30%-м раствором уксусного ангидрида в пиридине при 45° (Роскин, 1957). В качестве примера на рисунке приведены 2 среза с нефиксированного молодого побега сосны обыкновенной. Срез *а* обработан нингидрином в глицерине, срез *б* был подвергнут обработке реактивом после промывки в горячей воде и спирте. Реакция с нингидрином отчетливо выражена на одном из срезов. Наиболее интенсивно окрашены проводящие ткани стебля, паренхима вокруг смоляных ходов и эпидермальные клетки. Благодаря густой консистенции реактива аминокислоты слабо диффундируют из тканей. Готовые срезы можно заключать в глицерин-желатину. Окраска при этом сохраняется около месяца.

Литература

Роскин Г. И. и Л. Б. Левинсон. (1957). Микроскопическая техника. — Jasuma A., T. Ichikawa. (1953). Ningidrin-Schiff and Alloxan-Schiff Staining. A new Histochemical Staining Method for Protein. J. Lab. clin. Medic., 41, 2.

Институт леса
Карельского филиала
Академии наук СССР,
г. Петрозаводск.

(Получено 16 II 1961).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

А. И. Марченко и Е. М. Карлов

ОБ ИЗУЧЕНИИ ЗАПАСОВ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ В ЕЛЬНИКАХ-ЗЕЛЕНОМОШНИКАХ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

С 2 рисунками

За последние годы опубликован ряд работ по изучению запаса и качественной характеристики наземнорастительного покрова, корневых систем, обмена основных элементов питания в системе почва—растение и учету годичных опадов в различных типах леса (Лавренко, 1947; Шалыт, 1949; Тарановская, 1951; Лавренко и др., 1955; Мелехов, 1957; Паршивников, 1959).

Большинство этих работ относится к южным областям и посвящено изучению травяной растительности и сельско-хозяйственным культурам. Что же касается лесных ценозов, особенно северотаежной подзоны, то таких исследований почти не проводилось. Здесь можно только указать на сводную работу Е. М. Лавренко, В. Н. Андреева и В. П. Леонтьева (1955), посвященную изучению валового запаса наземно-растительной массы плакорных зональных растительных сообществ, а также на работы Н. П. Ремезова (1954, 1959), М. М. Абрамовой (1947), А. И. Бурсовой (1955) и Т. А. Рожневой (1954), проводимые на маленьких площадках в более южных районах лесной зоны с целью изучения корневых систем и обмена основных элементов питания в системе почва—растение.

При исследовании почвенного покрова Архангельской области, в целях хотя бы частичного выяснения запасов биомассы на единицу площади, выяснения ее химического состава и обмена основных элементов питания между почвой и растением, нами был заложен ряд пробных площадок в тундре, лесотундре и северной тайге. В данной статье приводятся результаты исследования одной пробной площадки в северной тайге.

Объект и метод исследования. Объектом исследования является ельник-зеленомошник в южной части северной тайги (Шенкурский район Архангельской области). В этом районе широкое распространение имеют подзолистые песчано-пылеватые почвы, подстилаемые легким суглинком. Они в своем большинстве заняты еловым лесом с примесью березы и ольхи. В таком лесу и была заложена пробная площадка в один гектар. Состав древостоя на площадке: 1-й ярус — 10Е, 2-й ярус—6Б, 4 Ол.; полнота 0.7, на гектаре было 356 деревьев. Возраст елового леса 200 лет. Напочвенный покров представлен мощной подушкой зеленых мхов *Hylocomium proliferum* L. и *Polytrichum commune* L., и только в отдельных местах встречаются черника и брусника. По среднему диаметру и высоте из 356 деревьев было выбрано одно наиболее типичное модельное дерево для последующего учета корневой системы и таксационных элементов для изучения общих запасов растительной массы и обмена веществ в системе почва—растение. После таксационного описания площадка была разбита на более мелкие пробные площадки (10×10 м) с целью учета растительного покрова почв и подстилающих почвы пород. На пяти таких площадках были заложены почвенные разрезы, показывающие однородность подстилающих почвы пород, состав и свойства которых, как известно, оказывают большое влияние на водный и тепловой режимы почв, а следовательно и на распределение и характер растительного покрова, условия роста древостоя и распространение корневой системы по почвенной толще. Из десяти более мелких площадок была выбрана одна с наиболее однородными для всей пробной площадки микрорельефом, растительностью и почвой. При помощи кольев и шнура она была разбита на отдельные квадраты, а затем были нанесены на миллиметровую бумагу с аналогичной сеткой микрорельеф, проекция крон деревьев, кустарников, пней и т. д. Это дало возможность более точно определить процентный состав и распределение различных видов в связи с изменением микрорельефа.

Растительный покров учитывался на четырех площадках с трехкратной повторностью, путем срезывания, разборки, сушки и взвешивания отдельных видов растений. Полученные средние величины пересчитывались на один гектар площади. Таким же образом производился учет кустарников. Так как мы ставили перед собой задачу изучения зольного состава растительного покрова, то по отдельным видам растений были взяты определенные навески для дальнейших лабораторных исследований.

Учет и распределение корневых систем по почвенной толще производились нами путем закладки траншей и взятия почвенных монолитов. На одной из площадок (10×10 м) с модельным деревом были заложены две траншеи, пересекающие в перпендикулярном направлении площадку и проходящие через модельное дерево (рис. 1). Глубина траншеи 1.5 м, ширина 0.8 м. На вертикальной стенке траншеи хорошо прослеживаются изменения мощности подстилки, языковатость и извилистость подзолистого горизонта (A_2), изменения мощности иллювиального горизонта (B), включения и новообразования, а также глубина проникновения и характер распределения корневых систем по почвенной толще. Следовательно, траншеи дают большие возможности для выяснения изменений в строении генетических горизонтов почв, обусловленных характером микрорельефа, растительностью и корневой системой древостоя. Но для более полного выяснения этих взаимосвязей необходимо было провести нивеллировку поверхности и отдельных генетических горизонтов почвы с последующим достаточно точным составлением профиля. Отсутствие при полевых работах специального прибора для этих целей, заставило нас применить следующий метод: параллельно траншее, на высоте 30—40 см, над одним из ее краев натягивается по уровню проволока, на этой проволоке через один метр, начиная от средней оси модельного дерева, устанавливаются веревочные отвесы, которые разделяют траншею на отрезки определенных размеров. В дальнейшем, с помощью передвижного отвеса, через каждые 5 см измеряется высота проволоки над поверхностью и мощность отдельных горизонтов почвы. Полученные величины наносятся на миллиметровую бумагу и составляется профиль, отражающий изменения в распределении растительного покрова, генетических горизонтов почв и корневых систем в связи с изменениями микрорельефа (рис. 2).

Рис. 1. План опытной площадки.

E3, E5... — ель с диаметром ствола у поверхности почвы 3 см, и т. д.; *М7* — то же, можжевельник, *К5* — то же, крушина; *пс 25* — пень сосны с диаметром у поверхности почвы 25 см; *зачернено* — модельное дерево; *заштриховано* — площадки по учету наземной растительной массы; *волнистая линия* — почвенные траншеи.

Рис. 2. Приспособление для снятия профиля.

1 — мерная проволока, натянутая по уровню; *2* — вертикальные отвесы, разделяющие траншею на погонные метры (*I, II...*); *3* — передвижной отвес для снятия морфологического строения профиля; *A* — моховой покров, A_1 — подстилка, С — минеральная часть почвы.

Для учета корневых систем растительности нами использовались не только траншеи, но и почвенные монолиты. На боковых стенках траншей на расстоянии от модельного дерева 50, 150 и 250 см закладывались почвенные разрезы на глубину проникновения корней и по генетическим горизонтам брались образцы почв 50×50 см, из которых на ситах с диаметром сетки 0.5 мм отмывались корни. Отмытые корни просушивались и взвешивались. В органогенных горизонтах (A_0 и A_1) корни не отмывались, а были отобраны в поле, просушены и также взвешены. В камеральный период корни были разделены на фракции: крупные — $d > 10$ мм, средние — d=10—5 мм,

мелкие — d=5—1 мм и мельчайшие корешки (сосущие) — $d < 1$ мм. При таком разборе корневой системы древостоя отделяются включения и новообразования, встречающиеся в почвах. Пересчеты содержания корней по фракциям, определение общего запаса органической массы, находящейся в напочвенном покрове и определение минеральной части почвенного разреза вычисляются как средняя величина из четырех площадок. Это — минимальное количество площадок для учета запасов растительной массы и корневых систем, тем не менее для определенной географической точки и одного типа леса оно достаточно, чтобы получить относительно точные данные относительно общих запасов растительной массы. Однако с какой бы тщательностью не был произведен учет корневых систем и растительного покрова, это еще не может служить показателем общих запасов биомассы, так как древесина, хвоя, сучья и т. д. остаются не учтенными. Для уточнения данных на модельном дереве сверху донизу мы срубили все сучья. После этого раздельно были отобраны побеги и хвоя первого и второго года. Также раздельно было собраны хвоя, шишки и лишайники со всех срубленных с модельного дерева сучьев. Все образцы были раздельно взвешены, отобраны пробы для лабораторных исследований. После этой трудоемкой работы модельное дерево на уровне земли было спилено. Затем был взят спил ствола на высоте груди и произведен на нем подсчет годичных колец. После этих работ производилась раскопка корней. При раскопке и выемке корней стержневые и более крупные из них распиливались на более мелкие части и взвешивались, а более мелкие корни отмывались в тех же ситах. Определение запаса древесины и коры модельного дерева производилось по таксационным таблицам и путем расчетов по формулам для конуса и усеченного конуса.

Р е з у л ь т а т ы   и с с л е д о в а н и я. При рассмотрении полученных нами данных прежде всего следует остановиться на характере распределения корневой системы по генетическим горизонтам почвы (табл. 1). Более 90% крупных корней

ТАБЛИЦА 1

Р а с п р е д е л е н и е   к о р н е й   п о   ф р а к ц и я м   в   п р о ц е н т а х   о т   о б щ е й   м а с с ы   п о   г о р и з о н т а м

Горизонт и его мощность (в см)	Содержание корней в горизонте, вес		Распределение корней по фракциям, вес								Процентное содержание (весовые %)	
			крупных корней $d > 10$ мм		средних корней d 10—5мм		мелких корней d 5—1 мм		мельчайших корней $d < 1$ мм		% крупных и средних корней	% мелких и мельчайших корней
	в г	в %	в г	в %	в г	в %	в г	в %	в г	в %		
$\frac{A_0}{6.6}$	102.88	100	87.31	85.0	8.15	8.0	6.33	6.0	1.09	1.0	93.0	7.0
$\frac{A_2}{10.2}$	64.11	100	38.28	60.0	13.12	20.0	9.98	16.0	2.73	4.0	80.0	20.0
$\frac{B_1}{20.1}$	31.81	100	16.28	51.0	3.97	12.0	10.20	33.0	1.36	4.0	63.0	37.0
$\frac{B_2}{27.3}$	19.01	100	2.58	15.0	4.62	23.0	10.51	55.0	1.30	7.0	38.0	62.0

концентрируется в верхних горизонтах почвы, однако по мере уменьшения диаметра корней относительное и абсолютное количество их с глубиной увеличиваются и в иллювиальных горизонтах (B_2) мелкие и мельчайшие корни (сосущие) составляют 62% от всех корней, находящихся в этом горизонте. Такой ход распределения мелких корней по генетическим горизонтам противоречит имеющимся в литературе данным по изучению корневых систем разновозрастных ельников. Литературные данные рисуют иную картину: корни, в том числе мелкие, приурочены к верхним горизонтам почвы и с глубиной количество их уменьшается. Мы не сомневаемся в правильности сообщаемых другими авторами экспериментальных данных, особенно для еловых лесов, произрастающих па суглинках, поскольку суглинки всегда ограничивают распространение корней в глубину почвенной толщи, а насаждения имели более молодой возраст по сравнению с изучаемым нами еловым лесом.[1] В этом последнем на-

[1] Нам не известно ни одной опубликованной работы, где учитывались бы корневые системы ельников 200-летнего возраста.

саждении еловый древостой 200-летнего возраста формировался на сильноподзолистой песчано-пылеватой почве, подстилаемой легким суглинком. На характере и направлении процесса почвообразования особенно резко сказывалось здесь влияние продуктов распада мохового покрова и других растительных остатков елового леса. Как известно, при их распаде образуются весьма агрессивные органические кислоты типа фульвокислот, действующие разрушающим образом на минеральную часть почвы и способствующие выносу продуктов распада в нижележащие горизонты. Анализы показывают, что верхние горизонты почвы отличаются крайне высокой кислотностью почвенной суспензии (pH—KCl — 3.2), бедностью содержания таких важных в жизни растений химических элементов, как кальций, магний, фосфор, калий и др. При таких условиях в верхних горизонтах почвы создается крайне неблагоприятная среда для жизнедеятельности мелких (сосущих) корней. Следовательно, не исключена возможность того, что с увеличением возраста древостоя мелкие корешки в погоне за продуктами питания как бы переместились в иллювиальные горизонты (B), отличающиеся повышенным содержанием питательных веществ, находящихся в доступной для растений форме, и более благоприятной средой почвенной суспензии.[1]

Что же касается общих запасов органической массы и ее распределения над землей и по генетическим горизонтам почвы (табл. 2), то основное ее количество сосредо-

ТАБЛИЦА 2

О б щ и е   з а п а с ы   о р г а н и ч е с к о й   м а с с ы   (в т/га в в о з д у ш н о - с у х о м   с о с т о я н и и)   в   е л ь н и к е - з е л е н о м о ш н и к е   с е в е р н о й   т а й г и

Средняя мощность генетических горизонтов (в см)	Надземная масса растений	Корни	Всего живой материи, в том числе корни	Органические остатки (мертвая материя)	Всего органической материи
Наземный растительный покров	311.84	—	311.84	—	311.84
$\frac{A_0}{0.6 \text{ см}}$	—	32.65	38.08[2]	19.48	57.56
$\frac{A_2}{10.2 \text{ см}}$	—	10.24	10.24	10.00	20.24
$\frac{B_1}{20.1 \text{ см}}$	—	5.11	5.11	2.5	7.50
$\frac{B_2}{27.3 \text{ см}}$	—	3.09	3.09	1.3	4.39
Общее содержание	311.84	51.09	368.36	33.28	401.53

точено в надземной ее части (311 т/га) и в верхнем горизонте почвы (57 т/га). С глубиной количество органической массы заметно уменьшается и в горизонте B_2 ее лишь немного больше 4 т/га. Накопление органической массы на поверхности почвы происходит не только за счет мощной подушки мохового покрова, но большая роль принадлежит лесному опаду и прежде всего хвое. Исследования И. С. Мелехова (1957) показывают, что величина абсолютного сухого веса годичного опада в 110—120-летних древостоях в районе Архангельска колеблется от 0.8 до 2.8 т/га. Согласно данным шведских исследователей (Lindberg и Norming, 1943 г.) годичный опад в спелых еловых древостоях Швеции исчисляется в 3089 кг/га, при этом исследователи указывают, что черника дает приблизительно 400 кг/га (в сухом весе), а не особенно пышный

[1] Преобладание мелких корней ели в иллювиальных горизонтах почв мы также наблюдали в Карелии и на Кольском полуострове.

[2] Увеличение на 5.43 т получилось за счет подземных побегов кустарников.

моховой покров из *Hylocomium* дает 700 кг сухой массы на один гектар площади. Нет сомнения в том, что в 200-летнем еловом лесу годичный опад хвои будет не меньше, а скорее всего даже больше того, на который указывает И. С. Мелехов. Следовательно, можно допустить, что при слабом годичном приросте древесины в лесах северотаежной подзоны годичным опадам принадлежит не только крупная роль в накоплении органической массы, но и в обмене веществ в системе почва—растение и в направлении характера почвообразования. Это подтверждается результатами валового химического состава почв (табл. 3). Из этой таблицы видно, что в верхних горизонтах происходит

ТАБЛИЦА 3

Валовой химический состав поверхностноподзолистой почвы, взятой с пробной площадки[1]

Горизонты	Глубина взятия образца (в см)	H_2O гигроскопическая	Потеря от прокаливания	В % на абсолютно сухую почву										
				SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	MnO	CaO	MgO	K_2O	TiO_2	Na_2O	P_2O_5	SO_3
A_2	7—15	0.14	0.56	92.60	3.56	0.56	Следы	0.77	0.21	0.38	0.27	0.52	Следы	0.10
B_1	15—25	1.05	1.84	85.95	6.45	1.80	0.04	0.92	0.52	0.51	0.32	0.69	0.07	0.12
B_2	35—45	0.57	0.95	87.50	5.97	1.95	0.05	1.05	0.60	0.41	0.28	0.83	Следы	0.09
BC	75—85	0.25	0.53	90.40	4.90	0.92	Следы	0.86	0.43	0.42	Следы	0.83	»	0.04

интенсивный распад минеральной части и вынос продуктов распада из верхних в нижележащие горизонты. Такой ход почвообразования объясняется главным образом влиянием на минеральную часть кислых продуктов распада наземного растительного покрова.

Для химического анализа растительной массы с модельного дерева была собрана хвоя различных лет, побеги, ветви, кора, а также образцы древесины и корней различной толщины, а с пробной площадки — черника и зеленые мхи. В лаборатории взятые образцы были озолены с последующим определением валового химического состава золы и пересчетом в килограммах на гектар. Полученные результаты (табл. 4) представляют значительный интерес прежде всего с точки зрения накопления, распределения и закрепления различных окислов по отдельным элементам, составляющим биоценоз в целом. Как и следовало ожидать, содержание окислов и их роль в обмене между почвой и растительностью в различных частях биоценоза отличается значительной пестротой. Древесина, корни, стареющая хвоя одновременно с высоким содержанием кремнезема содержат много таких важных для растений элементов, как кальций, магний, калий, фосфор и др. Все эти окислы находятся в закрепленном состоянии и, за исключением содержащихся в хвое, крайне медленно возвращаются в почву. Хвоя, мелкие корни и побеги древостоя не только более интенсивно участвуют в обмене, но и не исключена возможность, что им принадлежит крупная роль в накоплении и миграции элементов по почвенной толще, т. е. в направлении процесса почвообразования. Как известно, в хвое, как и в других частях древостоя, кремнезем и другие элементы имеют биогенное происхождение и их роль в накоплении, миграции и обмене веществ еще не совсем выяснена. Тем не менее можно допустить, что в накоплении кремнезема в верхних горизонтах почв крупная роль принадлежит опаду хвои.[2] Что же касается непосредственного обмена основных элементов питания в системе почва—растение, то частичное представление дает сопоставление валовых химических анализов почвы (табл. 3) с валовым химическим составом зольных остатков (табл. 4). При сравнении этих таблиц бросается в глаза резкое качественное отличие между живой и неживой материей. В почве преобладают кремнезем кварца, железо и алюминий, а органогены представлены очень малыми величинами (P_2O_5 0.017, SO_3 0.09 и K_2O 0.43%). Однако в органическую материю от валового фосфора перешло 7.91, серы 2.43, калия 1.72% и т. д. Это указывает на более высокую энергию поглощения высшими растениями органогенов по сравнению с другими элементами. Особенно интенсивное поглощение происходит молодыми побегами и хвоей первого года, где количество калия и фосфора в два-три раза превышает их отдачу почве.

[1] Аналитик Э. И. Муценек.

[2] По этому вопросу см. высказывания Н. П. Ремезова (1954).

ТАБЛИЦА 4

Зольность, количество золы на один гектар и ее валовой химический состав

Объекты анализа	Зольность (в %)	В килограммах на гектар								
		SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	MnO	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	SO_3
Хвоя ели 1958 г.	3.00	11.43	0.46	1.40	0.70	9.94	5.50	24.59	7.04	4.70
Хвоя ели 1957 г.	3.90	23.90	0.48	1.93	0.72	24.90	7.50	18.56	8.45	4.84
Хвоя ели предыдущих лет	4.52	211.73	1.83	1.31	Следы	214.28	47.24	83.30	15.48	Следы
Побеги ветвей ели 1958 г.	2.51	0.67	0.17	0.13	0.06	3.12	1.52	4.81	1.27	1.11
Побеги ветвей ели 1957 г.	2.26	0.94	0.33	0.16	0.11	3.51	1.25	3.17	1.17	1.00
Ветви	1.33	87.50	18.92	15.61	2.03	132.95	44.04	107.29	29.83	44.24
Древесина ствола ели	0.41	231.93	41.37	41.37	Следы	208.88	62.05	147.50	20.68	82.13
Кора ствола	2.27	24.94	5.88	2.93	»	176.09	20.54	51.38	11.70	14.06
Древесина крупных корней	0.44	65.81	21.93	21.93	10.95	49.44	21.93	32.96	Следы	5.48
Кора крупных корней	2.49	7.42	3.04	1.31	10.95	62.59	10.45	12.20	3.49	4.38
Корни — $d > 10$ мм	1.53	28.22	7.38	4.93	2.45	172.34	27.02	66.34	24.61	22.12
Корни — d 10—5 мм	1.62	6.08	2.03	1.02	2.03	31.79	6.61	15.24	6.08	7.61
Корни — d 5—1 мм	1.76	13.02	3.09	1.14	4.33	31.00	10.53	13.65	11.24	14.90
Корни — $d < 1$ мм	3.40	4.69	1.73	0.98	0.86	3.97	4.13	3.46	4.21	5.51
Зеленые мхи	2.30	16.88	4.39	9.80	Следы	31.11	14.52	20.16	12.50	12.50
Черника	2.10	0.11	0.02	0.01	0.03	0.74	0.13	0.63	0.21	0.19
Всего	—	735.44	113.05	106.00	25.27	1162.15	285.06	604.59	158.16	224.77

Примечание. Встречающиеся на пробных площадках брусника, травы и подлесок не анализировались.

Таким образом, в северной тайге в ельниках-зеленомошниках 200-летнего возраста не только имеет место избирательная способность различных элементов, но и происходит интенсивный их обмен в системе почва—растение, и прежде всего, органогенов (P, S, K, Mg).

Литература

Абрамова М. М. (1947). Изменчивость химических свойств подзолистой почвы. Тр. Почв. инст. АН СССР, XXV. — Базилевич Н. Н. (1955). Особенности круговорота зольных элементов и азота в некоторых почвенно-растительных зонах СССР. Почвовед., 4. — Григорьев А. А. (1939). Опыт характеристики основных типов физико-географической среды, ч. I и II. Проблемы физической географии. 5, 6 и 7. — Зонн С. В. (1956). К вопросу о взаимодействии лесной растительности с почвами. Почвовед., 4. — Ковда В. А. (1956). Минеральный состав растений и почвообразование. Почвовед., 1. — Лавренко Е. М. (1947). К методике изучения подземных частей фитоценозов. Бот. журн., 6. — Лавренко Е. М., В. П. Андреев и В. Н. Леонтьев. (1955). Профиль продуктивности надземной растительной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням. Бот. журн., 3. — Мелехов И. С. (1957). Об отложениях лесной подстилки в зависимости от типа леса. Тр. Архангельск. лесотехнич. инст., XVII. — Паршивников А. Л. (1959). К характеристике биологического круговорота азота и зольных элементов на кипрейной вырубке. В сб.: Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск. — Полынов Б. Б. (1956). Время как фактор почвообразования. Избр. труды. — Ремезов Н. П. (1954). Биологический круговорот и почвообразовательный процесс. Тр. Воронежск. гос. заповедника, 5. — Ремезов Н. П. (1959). О методике изучения биологического круговорота в лесу. Почвовед., 1. — Смирнова К. М. (1951). Круговорот азота и зольных элементов в ельнике-зеленомошнике. Вестн. МГУ, 3. — Троицкий А. И. (1949). Обмен минеральных элементов между почвой и растительностью. Пробл. советск. почвовед., сб. 15. — Тарановская М. Г. (1951). Методы изучения корневых систем. — Ткаченко М. Е. (1908). О роли леса в почвообразовании. Изв. лесн. инст., XVIII. — Шалыт М. С. (1949). Методика изучения корневой системы травянистых полукустарниковых растений и ценозов в естественных условиях. Научно-методич. зап., XII. Изд. Главн. управл. по заповедн. — Aaltonen V. T. (1948). Boden und Bald.

Центральный музей почвоведения им. В. В. Докучаева Академии наук СССР, Ленинград.

(Получено 27 VI 1960).

В. С. Пирогов

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОРНЕЙ ГИПСОЛЮБКИ В СВЯЗИ С ОБИТАНИЕМ В СКАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

С 10 рисунками

Вопрос об особенностях анатомического строения хазмолитофитов представляет большой теоретический и практический интерес (цементация породы, почвообразование, укрепление горных пород и т. д.), однако в литературе он освещен крайне недостаточно. Это и побудило нас заняться изучением данного вопроса на примере литофитов северного склона Центрального Кавказа. В сводке Меткалфа и Чока (Metcalfe a. Chalk, 1950), например, для гвоздичных мы находим лишь ссылку на работу Мильнера (Millner), занимавшегося сравнением анатомических структур корней *Silene vulgaris* в связи с различной плотностью почвы. Бесспорный интерес представляет работа Блох (Bloch, 1924), предпринявшей попытку экспериментальным путем установить влияние механического сжатия на формирование тканей корня. Эта работа, однако, не охватывает видов, являющихся облигатными литофитами Кавказа.

Предлагаемая статья содержит описание анатомии корней *Gypsophila tenuifolia* и *G. imbricata*, двух видов гипсолюбки, которые в смысле наличия адаптивных особенностей кажутся нам наиболее интересными.

G. tenuifolia была собрана на песчаниках по ущелью р. Гизельдон у сел. Кобань, а *G. imbricata* — на известняках Унало-Садонской котловины близ сел. Унал. Оба

местонахождения находятся в пределах Североосетинской АССР. Корни извлекались при помощи зубила до предельно возможной глубины (0.5—3 м).

Рассмотрим первичное строение корня гипсолюбки. На поперечном срезе (рис. 1) ясно различимы ткани первичной коры. Кожица (эпиблема, волосконосный слой) представлена вытянутыми в радиальном направлении клетками с живым содержимым и тонкими целлюлозными стенками. Большинство радиальных и часть наружных тангентальных стенок обладают характерной извилистостью. Клеточные оболочки снаружи несколько утолщены и только у клеток, образующих волоски, стенки остаются равномерно тонкими.

Корень гипсолюбки характеризуется совершенным отсутствием экзодермы, что, вообще говоря, не является беспрецендентным. Это явление указано по крайней мере для водокраса, конопли, гороха, гречихи и компенсируется ранним заложением в перицикле феллогена, деятельность которого ведет к отмиранию и сбрасыванию первичной коры корня (Раздорский, 1949 : 372). Отсутствие экзодермы в корне гипсолюбки возмещается также ранней деятельностью феллогена, но заложение его весьма своеобразно, на чем мы остановимся ниже.

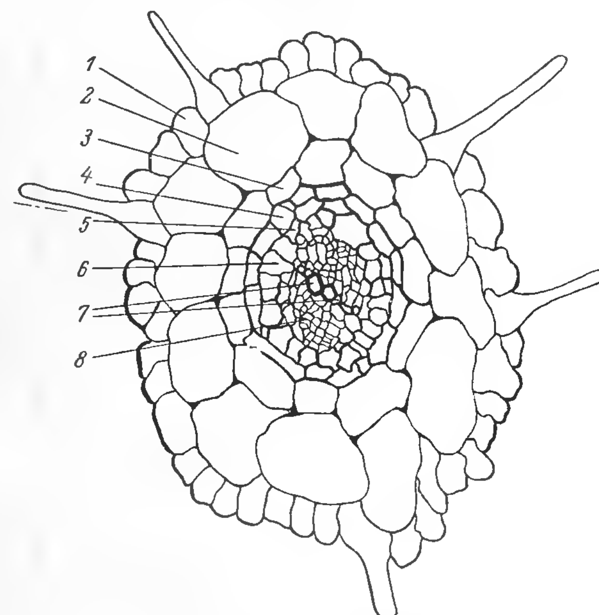


Рис. 1. Первичное строение корня гипсолюбки.

1 — эпиблема; 2 — наружный ряд первичной коры; 3 — внутренний ряд первичной коры; 4 — наружный ряд эндодермы; 5 — внутренний ряд эндодермы; 6 — пропускные клетки; 7 — сосуды первичной ксилемы (диархная ксилема); 8 — флоэма.

Своеобразна и область паренхимы коры, которая состоит только из двух рядов клеток. Клетки наружного ряда более или менее изодиаметрические и отличаются большой величиной, в четыре и более раз превышая по размерам несколько вытянутые в тангентальном направлении клетки внутреннего ряда. Таким образом, наибольшая масса коры представлена крупными клетками наружного ряда, примыкающего к эпиблеме; значительно меньшая площадь сечения занята клетками внутреннего ряда, непосредственно окружающего эндодерму. Все клетки коры живые, с тонкими, целлюлозными, большей частью слабо извилистыми в очертании оболочками; клетки довольно плотно смыкаются, оставляя лишь небольшие межклетники.

Первичная кора в отличие от типичных случаев заканчивается двурядной эндодермой, сложенной четырех-, шестигранными и неправильной формы клетками с прямыми или иногда извилистыми, слабо и равномерно утолщенными стенками. Таким образом, «настоящие» пропускные клетки отсутствуют. Функция последних выполняется, по-видимому, немногочисленными крупными, несколько более тонкостенными клетками внутреннего ряда, расположенными чаще всего против ксилемных групп (рис. 1, *6*). Следует отметить, что радиальные стенки клеточных оболочек внутреннего ряда не продолжают радиальные стенки клеток наружного ряда.

Отсутствие обычных структурных элементов говорит о том, что развитие эндодермы в онтогенезе останавливается на начальной фазе. Это обстоятельство мы ставим в связь с необходимостью раннего преобразования клеток эндодермы в феллоген и последующей его дифференциацией во вторичную покровную ткань.

Поскольку двурядная эндодерма является границей первичной коры и в то же время охватывает центральный цилиндр, есть основания приписать этой ткани двойственную функцию. Во-первых, клетки эндодермы принимают на себя функцию защиты первичных тканей центральной части корня, а во-вторых, эта ткань становится образовательной с последующей дифференциацией ее, как было сказано выше, во вторичную покровную ткань.

Перицикл в корнях описываемых видов гипсолюбки развит в крайне незначительной степени и иногда отсутствует полностью, однако последнее наблюдается очень редко, например у понтедерии *Pontederia crassipes* (Раздорский, 1949).

В тех случаях, когда перицикл корня гипсолюбки бывает выражен, он представлен только одним-двумя рядами паренхимных клеток, особенно отчетливо различимых между лучами первичной ксилемы и внутренним эндодермальным рядом. Корень гипсолюбки обычно диархный, в отдельных случаях — триархный. Флоэма обозначается в окружающей ее соединительной ткани центрального цилиндра клетками более мелких размеров.

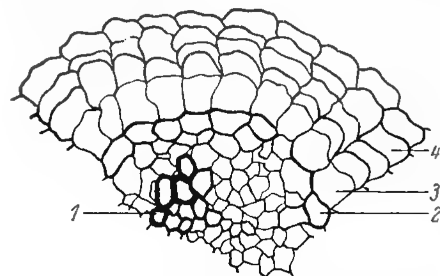


Рис. 2. Часть поперечного разреза корня гипсолюбки.

1 — метаксилема; *2* — эндодерма; *3* — внутренний ряд первичной коры, еще недифференцировавшейся в покровную ткань (феллему); *4* — феллема, образованная наружным рядом первичной коры.

В руководствах по анатомии растений (Александров, 1937. 1954; Бородин, 1938; Жуковский, 1949; Раздорский, 1949, и др.) подчеркивается преобладание паренхимы в древесине корня сравнительно со стеблем. Иная картина наблюдается в корне гипсолюбки, где весь центральный цилиндр почти сплошь занят сосудами, совокупность которых окружена только двумя-тремя, редко бо́льшим числом слоев мелких меристематических клеток. Типичных клеток луба (вторичной флоэмы) у корней диаметром до 0.5 мм мы совершенно не заметили. По всей вероятности, функцию проведения пластических веществ выполняет указанная мелкоклетная ткань, расположенная между древесиной и закладывающейся перидермой. В корнях диаметром свыше 0.5 мм камбиальная ткань, имеющая форму более или менее правильного кольца, и луб становятся ясно различимыми.

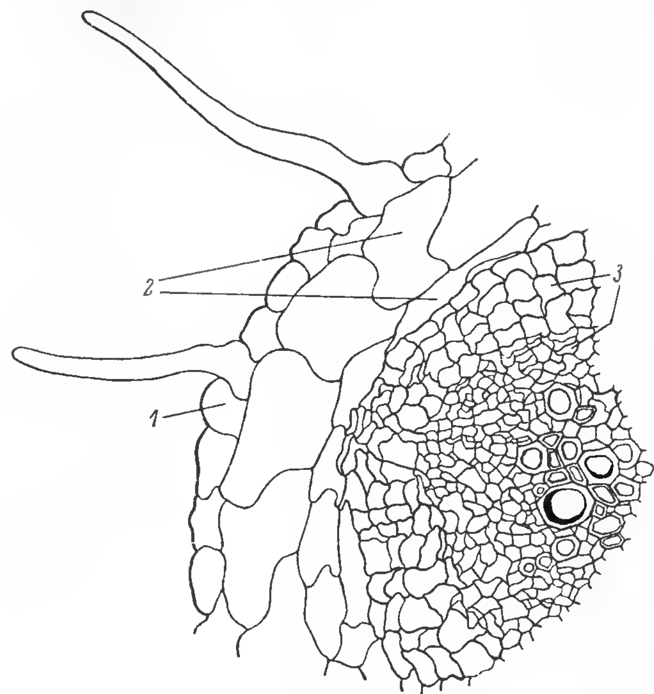


Рис. 3. Часть поперечного разреза корня гипсолюбки.

1 — эпиблема; *2* — первичная кора; *3* — феллема, образованная эндодермой.

Одновременно с образованием метаксилемы начинается дифференциация перидермы, но в зависимости от характера субстрата этот процесс протекает двояко. В корнях, расположенных в глубине породы, мощная перидерма залагается в первичной коре и компенсирует собой отсутствующую экзодерму (рис. 2, *4*). Позже эмбриональные свойства приобретаются и клетками эндодермы, которые также образуют вторичную покровную ткань.

В случаях, когда корни находятся в поверхностных слоях субстрата, более широкие расщелины которого заполнены наносной почвой, перидерма возникает непосредственно из эндодермы. При этом в образовании перидермы одновременно принимают участие оба слоя эндодермы, клетки которой делятся в тангентальном направлении, продуцируя кнаружи пробку (рис. 3, *3*). Последняя становится пограничной зоной между стелью и первичной корой. В это время клетки области первичной коры и эпиблемы (волосконосный слой) остаются живыми (рис. 3, *2*) и отмирают только после нарастания мощного кольца перидермы.

Как видно из сказанного, двурядная эндодерма выполняет здесь функцию перицикла и обладает свойствами меристематической ткани. Исходя из этих особенностей,

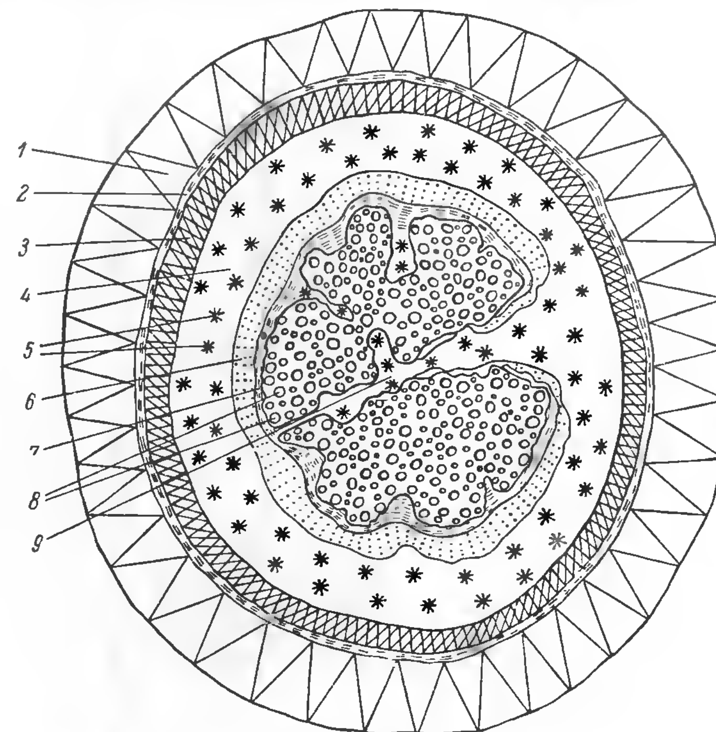


Рис. 4. Поперечный разрез в средней части корня гипсолюбки (схема).

1 — феллема; *2* — феллоген; *3* — колленхиматоидная феллодерма; *4* — область коровой паренхимы; *5* — друзы, заполняющие клетки коровой паренхимы и лубодревесного луча; *6* — вторичный луб; *7* — камбий; *8* — сосуды древесины; *9* — лубодревесный луч, разобщающий два обособленных участка древесины.

мы склонны называть ее п е р и ц и к л э н д о д е р м о й, так как в одном случае она ведет себя как эндодерма, а в другом — как перицикл.

Таковы начальные этапы перехода ко в т о р и ч н о м у с т р о е н и ю. В дальнейшем, с увеличением толщины органа, камбиальное кольцо, следуя внешним контурам поперечного сечения корня, становится либо овальным, либо неясно четырехугольным, часто принимая извилистые очертания. Редко камбий в поперечном сечении сохраняет более или менее правильную кольцеобразную форму. Последнее наблюдается у корней, развившихся в рыхлом субстрате (разрушенная горная порода, осыпи), когда камбий остается цилиндрическим. Заметим, что уже в этой фазе роста корня клетки паренхимы вторичной коры оказываются почти сплошь заполненными крупными друзами оксалата кальция.

Наиболее интересной особенностью вторичного строения корня является конфигурация древесины, обусловленная развитием обычно несвойственных корню широких лубо-древесных лучей. В зависимости от количества последних древесина принимает на поперечном срезе веерообразную форму или оказывается разобщенной на два или несколько обособленных (рис. 4), цельных или лопастных участков (рис. 5), каждый из которых в сочетании с лубом напоминает собою открытый коллатеральный пучок стебля (рис. 5, *А*). Подобные проводящие пучки наблюдала Блох в корне *Pha-*

seolus multiflorus (Bloch, 1924 : 233—234) и Н. А. Жукова (1955) в корне *Thalictrum minus*. Последняя назвала их «вторичными открытыми коллатеральными пучками».

Совокупность «пучков» гипсолюбки имеет лопастно-звездчатую форму (рис. 5). Интересно, что при условии сильного сжатия породой, когда корень становится тонко пластинчатым, древесина принимает еще более аномальную структуру, при которой почти все лопасти лубодревесных участков оказываются обращенными в сторону одной из плоскостей корня (рис. 6, *8*).

Вероятнее всего, что появление отмеченных выше аномальных структур связано с обилием кристаллов, образование которых после паренхимы вторичной коры захватывает также и паренхиму лубодревесных лучей, нарушая нормальную деятельность камбия на их участках.

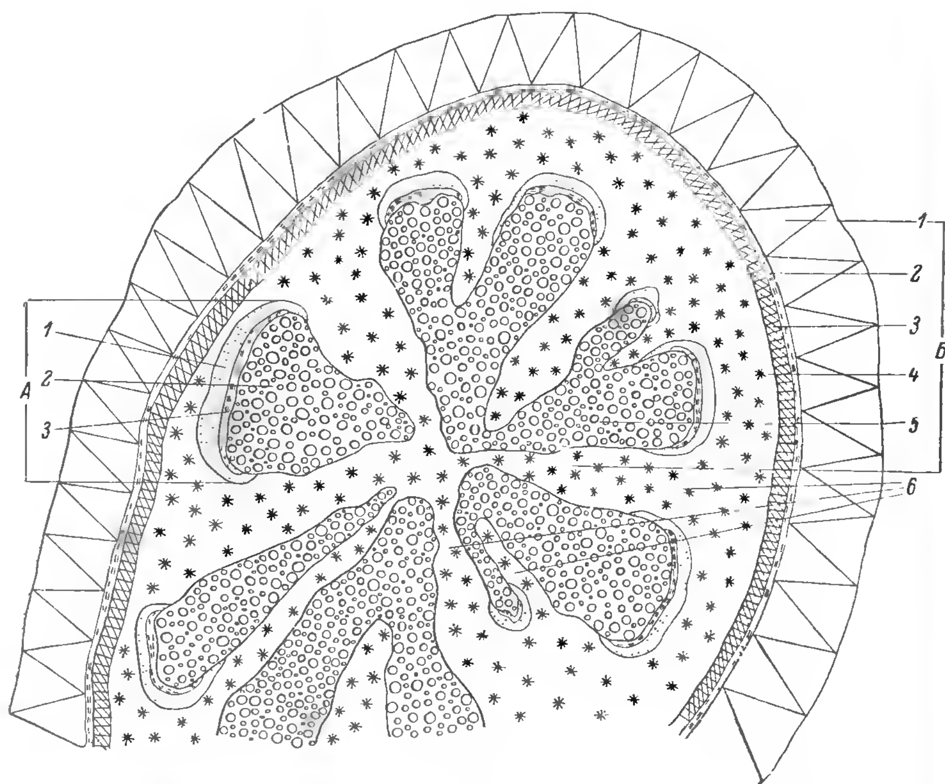


Рис. 5. Часть поперечного разреза основания корня гипсолюбки при слабом механическом воздействии горной породы (схема).

А — обособленный открытый «стеблеподобный» пучок: *1* — луб, *2* — древесина, *3* — камбий; *Б* : *1* — феллема, *2* — феллоген, *3* — колленхиматоидная феллодерма, *4* — друзы, *5* — лопасть древесины, *6* — лубодревесные лучи с друзами.

Разрыв сплошного камбиального кольца превращает вторичную кору и лубодревесные лучи в единое паренхиматическое целое, забитое друзами оксалата. Достройка лубо-древесных лучей в таких условиях происходит, по-видимому, лишь за счет деления отдельных разобщенных клеток, сохраняющих или приобретающих меристематические свойства. На препаратах, однако, такие клетки обнаружить не удается. Впрочем, можно предположить, что достройка лубо-древесных лучей вовсе прекращается, если учитывать жесткую ограниченность роста корня в толщину и сохраняющуюся потребность в увеличении числа проводящих элементов древесины и луба. Увеличивающиеся участки древесины давят на лубо-древесные лучи, клетки которых в области камбиального кольца при этом не только не делятся, но, напротив, частично облитерируются, вытягиваясь в радиальном направлении. Аномалии структуры древесины в корне *G. tenuifolia* и *G. imbricata* мы ставим в связь с образованием большого количества кристаллов также и потому, что у многих других видов скальных растений, корни которых мы анатомировали (*Campanula ochroleuca*, *Draba longisiliqua*, *Draba bryoides*, *Artemisia armeniaca*, *Verbascum phlomoides* и др.), отсутствуют как кристаллы, так и указанные аномалии в строении древесины.

Другое примечательное явление в корне гипсолюбки — наличие уголковых утолщений клеточных оболочек древесинной паренхимы (рис. 7, *Б*, *2*), что особенно резко выражено в средней части органа. Нам кажется, что название в н у т р и д р е в е с и н н а я к о л л е н х и м а будет наиболее подходящим для обозначения этого типа ткани. К сказанному следует добавить, что в молодых корешках клетки древесинной паренхимы приобретают не уголковое, а равномерное утолщение стенок, напоминая склеренхиматоидную ткань. Но в более старых участках корня такие клетки уже не обнаруживаются. Остается предположить, что закладывающаяся вначале, когда корень при незначительном его диаметре еще не испытывает сильного сжатия породой, склеренхиматоидная ткань в дальнейшем не получает развития, так как обладает низкой пластичностью. В этом отношении колленхима лучше соответствует необходимости одновременного сохранения пластичности и прочности. Как указывает В. Ф. Раздорский: «С точки зрения дарвинизма, в конструкции растений, в свойствах материала и в конфигурации скелетных и других тканей нужно ожидать приспособленности к тем условиям, которым растение подвергается как сооружение» (Раздорский, 1949 : 453).

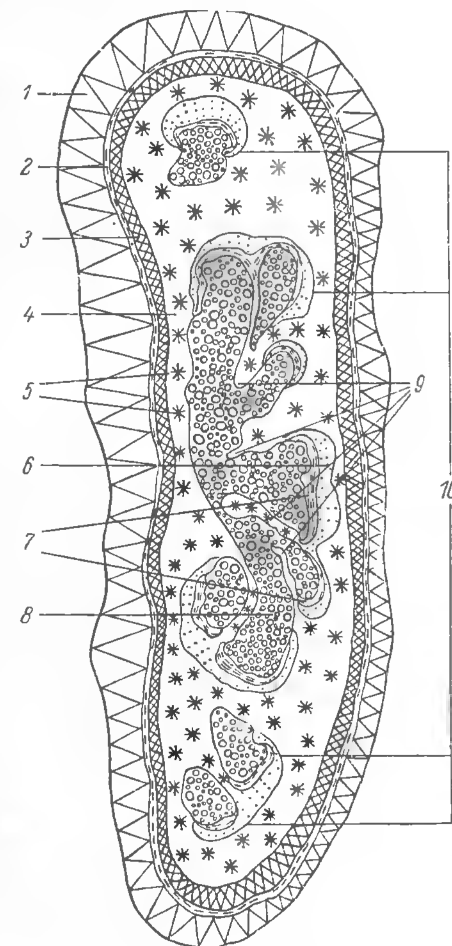


Рис. 6. Поперечный срез корня *Gypsophila tenuifolia*, сжатого горной породой (схема).

1 — феллема; *2* — феллоген; *3* — колленхиматоидная феллодерма; *4* — коровая паренхима; *5* — друзы; *6* — вторичный луб; *7* — камбий; *8* — вторичная древесина; *9* — лубо-древесные лучи; *10* — положение дополнительных открытых «полюсных» проводящих пучков.

Что касается коровой паренхимы, то изучение строения слагающих ее клеток очень затруднительно, поскольку, как мы выше указывали, почти каждая из них заключает в себе крупную друзу оксалата. После удаления кристаллов соляной кислотой ясно видны лишь несколько утолщенные и сильно деформированные оболочки клеток и тесно прилегающие к ним оболочки друз (на наличие у кристаллических образований собственных оболочек указывал В. Г. Александров, 1937). Наружные стенки клеток коровой паренхимы облитерированы и сильно вытянуты в тангентальном направлении, что вероятнее всего связано с образованием множества кристаллов.

На более поздних этапах онтогенеза в коровой паренхиме залагается дополнительный камбий с последующей дифференциацией его в полные коллатеральные пучки открытого типа, образующие 1—2 концентрических круга (рис. 8, *8*, *а*).

Следует сказать, что закладывающийся камбий не образует сплошного замкнутого кольца. В виде исключения общий камбий иногда наблюдается лишь для двух-трех пучков, расположенных в непосредственной близости друг от друга, но и здесь он остается только пучковым (рис. 8, *8*, *б*).

Сама по себе поликамбиальность у центросперм — явление не исключительное (Раздорский, 1949 : 397—398). Однако у описываемых нами структур обращает на себя внимание отсутствие анастомозов между пучками, что видно на продольно-тангентальных срезах, и нарушение обычного топографического положения ксилемы и флоэмы: если в наружном круге, как и обычно, ксилема обращена к центру органа (рис. 8, *8*, *б*), то во внутреннем круге пучки оказываются «перевернутыми», имея флоэму, обращенную вовнутрь, а ксилему, обращенную кнаружи. Редко пучки имеют косое или даже тангентальное положение (рис. 8, *8*, *а*).

Дополнительные пучки располагаются по окружности более или менее равномерно у корней округлого сечения. У корней, развившихся в условиях сильного сжатия и в результате этого обладающих билатеральным строением, они сосредоточены на «полюсах» (рис. 6, *10*), где находится и основная масса коровой паренхимы. В последних случаях общее число дополнительных проводящих пучков меньше, но сами они

более значительны по размерам и в основании корня принимают лопастные очертания (рис. 9, *Б*, *4*).

Нельзя оставить без внимания тип хода дифференциации ксилемы в дополнительных пучках. Нами установлено, что элементы ксилемы внутреннего дополнительного круга проводящих пучков в большинстве случаев формируются эндархно (рис. 8, *8*, *а*), тогда как в пучках внешнего круга формирование ксилемы носит экзархный характер (рис. 8, *8*, *б*). Таким образом, если иметь в виду особенности формирования ксилемы, корню гипсолюбки свойственны черты и корня и стебля.

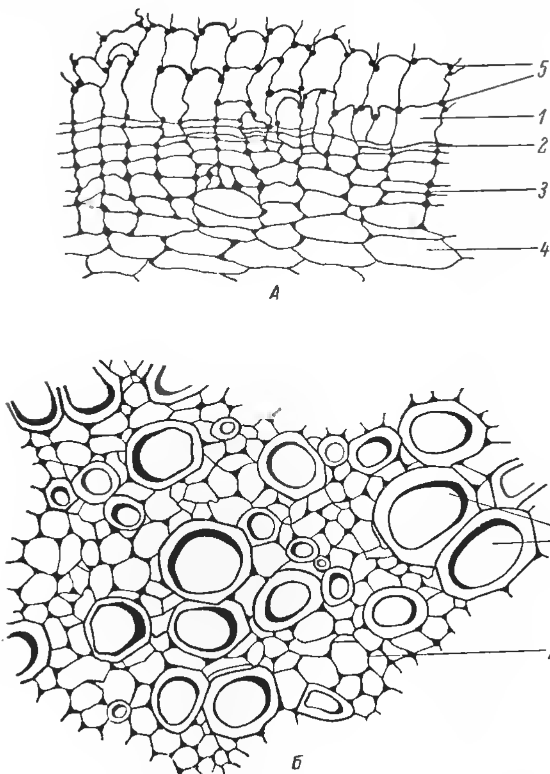


Рис. 7. Частичный поперечный разрез корня *Gypsophila tenuifolia* через древесину и перидерму.

А : *1* — феллема, *2* — пробковый камбий, *3* — колленхиматоидная феллодерма (феллодермальная колленхима), *4* — коровая паренхима, *5* — шаровидные или узловые утолщения в углах клеток феллемы; *Б* : *1* — сосуды древесины с примыкающими к ним уголковыми утолщениями, *2* — внутридревесинная колленхима.

Причины описанных аномалий для нас пока неясны. Этот вопрос требует специального исследования.

Снаружи корень покрыт мощно развитой перидермой, сформированной кольцевой меристемой (пробковым камбием), имеющей обычную структуру, характерную для этой ткани.

Дифференцированная феллема взрослого корня образует довольно правильные радиальные ряды клеток с извилистыми, более или менее равномерно утолщенными оболочками, обнаруживающими нетипичные для пробки ш а р о в и д н ы е   у т о л щ е н и я в углах клеток (рис. 7, *А*, *5*). Уже с момента появления пробковой клетки такие утолщения хорошо различаются под микроскопом благодаря резкому лучепреломлению. Бо́льшая часть клеток феллемы имеет радиальные размеры, превышающие тангентальные. Только наружные и ближайшие к ним клетки становятся сильно сжатыми в радиальном направлении, полностью утрачивая клеточную полость.

Пробковый камбий продуцирует внутрь органа кольцевую феллодерму, клетки которой обладают сильно преломляющими уголковыми утолщениями. Последние выражены здесь более отчетливо по сравнению с внутридревесинной колленхимой. Феллодерму такой структуры можно назвать к о л л е н х и м а т о и д н о й   ф е л л о д е р м о й (рис. 7, *А*, *3*) или ф е л л о д е р м а л ь н о й   к о л л е н х и м о й.

Таким образом, не только клетки древесинной паренхимы, но и клетки феллодермы у гипсолюбки имеют уголковые утолщения.

Открытию кристаллических отложений в клетках растительных органов, сделанному Мальпиги, насчитывают уже сотни лет.

Многие растения располагают кристаллами оксалата кальция в различных тканях: в покровных тканях (Раздорский, 1949), в стеблях коровой паренхимы и древесины (Александров и Тимофеев, 1925). Кристаллы встречаются не только в вакуолях клеток, но и в оболочках (Александров, 1937). По данным Надсон и Рохлиной (1927 г., 1928 г.), исходными пунктами возникновения кристаллов являются пластиды и крахмальные зерна. Более поздние исследования (Савченко, Комар, Белякова, 1959) показали, что центрами образования кристаллов могут быть, кроме того, и ядра.

В корнях у гвоздичных наблюдаются относительно многочисленные скопления кристаллов, на что указывает В. Ф. Раздорский (1949), приводя в качестве примера корень *Silene fimbriata*; корни у *Gypsophila tenuifolia* и *G. imbricata* превосходят своей кристаллоносностью не только корень этой смолевки, но и других исследованных нами растений (*Silene pygmea*, *Gypsophila elegans*, *G. paniculata* и других).

Появление кристаллов отмечается уже на ранних стадиях онтогенеза растения, при переходе ко вторичному строению. На протяжении всего корня наблюдаются кристаллы разнообразной формы и величины, одиночные и в различных вариантах сростков. Количество их огромно; так, на поперечном сечении корня диаметром 3—4 мм мы насчитали более 320 друз, не принимая во внимание одиночные кристаллы.

В подавляющем большинстве случаев в корне хорошо представлены кристаллы октаэдрической формы, образующие множество друз. Помимо друз, можно наблюдать очень оригинальные сростки по оси четвертого порядка с образованием 2-, 3-, 4-, 6-, 8- и многочленников (рис. 10), к числу которых надо отнести своеобразный многочленный сросток, названный нами к р и с т а л л и ч е с к и м   с т о л б и к о м

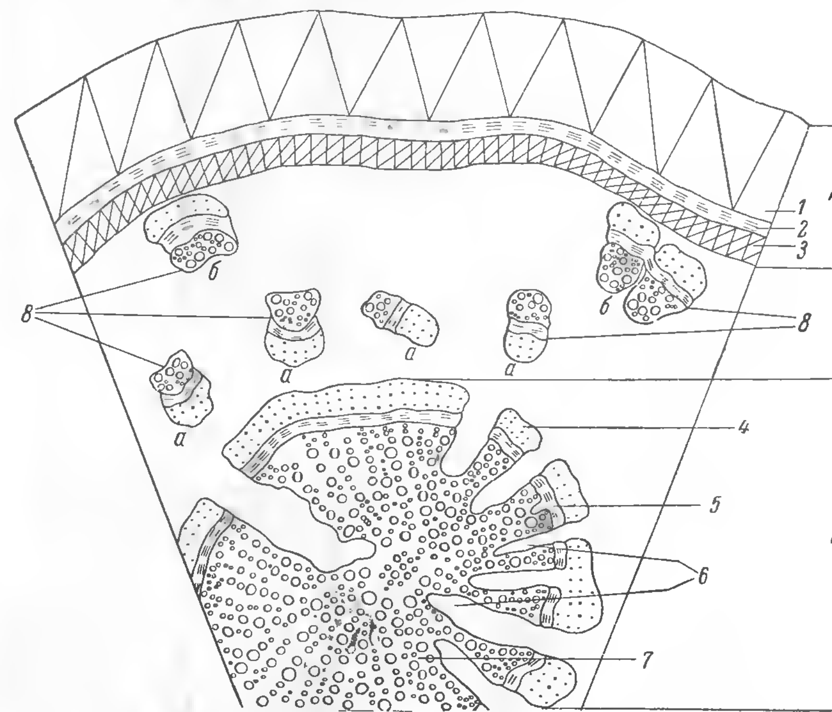


Рис. 8. Часть поперечного разреза корня *Gypsophila imbricata* (схема).

А — перидерма: *1* — феллема, *2* — феллоген, *3* — феллодерма; *Б* — центральная часть корня: *4* — вторичный луб, *5* — камбий, *6* — лубодревесный луч, *7* — вторичная древесина, *8* — два круга дополнительных проводящих пучков: *а* — «перевернутые» проводящие пучки, *б* — пучки с нормальным положением ксилемы и флоэмы.

(Columna crystallorum, рис. 10, *2*). Иногда такие столбики, срастаясь между собой, образуют Г-образные и П-образные фигуры. Нередко обнаруживаются кристаллы ромбической формы с образованием бипирамиды и пинакоида, ромбические комбинации из бипирамид, призм и пинакоидов (неясно выраженная октаэдрическая форма), кристаллы пластинчато-бипирамидальной формы и т. д. (рис. 10, *4*, *5*, *а*, *5*, *б*). Иногда сростки образованы кристаллами различной формы. Такую комбинацию сростков образуют ромбические трехгранные призмы, пластинчатые формы, ромбические комбинации из бипирамиды, призмы и пинакоида, октаэдров и т. д. (рис. 10, *5*, *а*, и др.). Таким образом, в корне гипсолюбки представлены как кристаллы тригидрата, так и кристаллы моногидрата щавелевокислого кальция.

Ясно очерченные границы распределения кристаллов оксалата в тканях коровой паренхимы свидетельствуют о правильности высказываний В. Г. Александрова (1937), утверждающего, что комплекс кристаллоносных клеток служит разделительным слоем между соседними тканями и становится анатомическим элементом определенного назначения. Масса кристаллов, расположенных над лубо-древесной частью корня, не только является защитным слоем для нежных флоэмных клеток, но наряду с этим представляет собою подвижные продукты ассимиляции (Александров, 1954, и др.). Действительно, среди массы друз и сростков многие находятся на разных стадиях растворения. Растворяющиеся образования теряют правильную форму

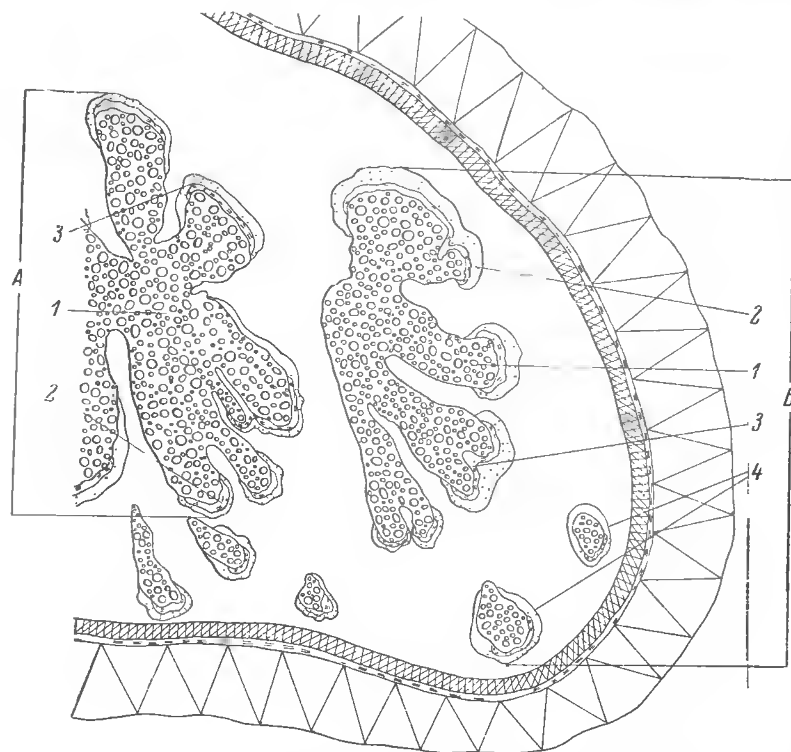


Рис. 9. Часть поперечного среза основания корня *Gypsophila tenuifolia* сдавленного породой (схема).

А — центральная часть корня: *1* — древесина, *2* — камбий, *3* — луб; *Б* — дополнительные проводящие пучки открытого типа: *1* — древесина лопасти пучка, *2* — луб (общий для двух лопастей), *3* — камбий (общий для двух лопастей), *4* — одиночные проводящие пучки «полюсного» расположения.

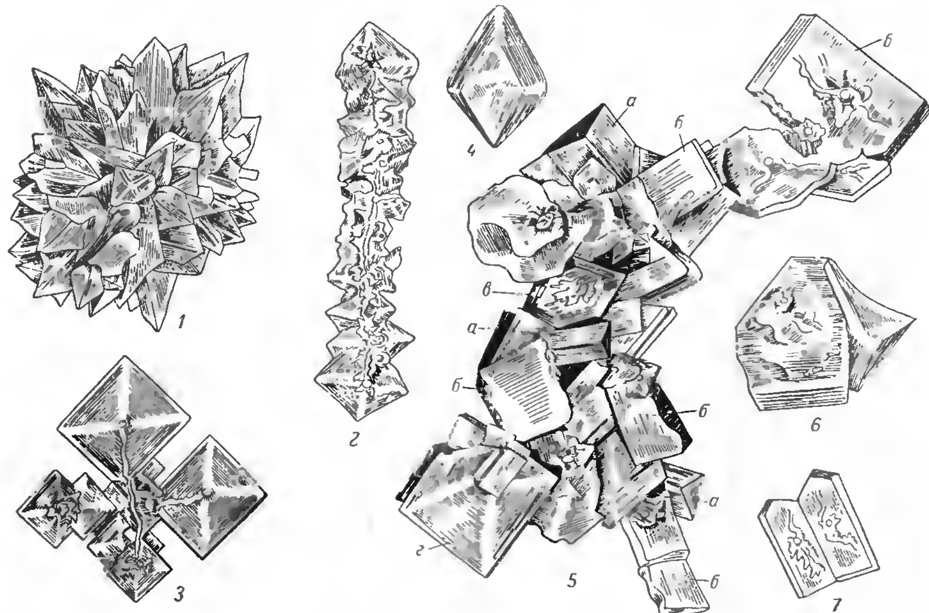


Рис. 10. Кристаллы оксалата кальция корней *Gypsophila tenuifolia* и *G. imbricata*.

1 — друза; *2* — кристаллический столбик или «цепочка»; *3* — кучка кристаллов октаэдрической формы (с последующим образованием сростков и двойников); *4* — ромбическая форма (комбинация бипирамиды и пинакоида); *5* — комбинации сростков, составляющие различные формы: *а* — трехгранные ромбические призмы, *б* — пластинчатые формы. *в* — ромбическая комбинация из бипирамиды, призмы и пинакоида, *г* — хорошо не выраженная октаэдрическая форма; *6* — сросток призматической и пластинчатой формы; *7* — сросток пластинчато-бипирамидальной формы.

и с поверхности становятся коррозийными, мелкозернистыми, превращаясь в конце концов в раздробленный агрегат, кристаллический, подобный песку.

Своеобразие экологических условий вызывает соответствующие изменения в анатомической структуре корня у *Gypsophila tenuifolia* и *G. imbricata*. Прежде всего обращает на себя внимание совмещение функций, отправляемых отдельными тканями. Так, клетки древесинной паренхимы одновременно с основной своей функцией выполняют еще и роль арматуры (наличие уголковых утолщений). Колленхиматизированными оказываются также и клетки феллодермы. Такое совмещение функций обусловлено необходимостью наиболее рационального использования весьма ограниченного свободного пространства в очень твердом субстрате. Следствием этой же причины является тот факт, что эндодерма корня функционирует одновременно и как перицикл, совмещая функции защитной (при первичном строении) и образовательной (при переходе ко вторичному строению) ткани, дифференцирующейся в перидерму. Перидерма, кроме того, закладывается и в области первичной коры, что также необычно.

Необходимостью экономии места при развитии растений в скальных условиях вызвано и резкое сокращение по сравнению с обычными случаями массы ткани первичной коры, представленной только двумя рядами довольно крупных клеток. Дополнительные пучки отличаются совершенно необычным топографическим положением флоэмы и ксилемы; последняя оказывается обращенной к периферии органа. Причины «перевернутости» пучков пока неясны.

Наличие большого количества кристаллов делает корень гипсолюбки наиболее выгодным объектом при изучении темы «Кристаллы, друзы, рафиды» по сравнению с рекомендованными в руководствах к лабораторно-практическим занятиям по анатомии растений.

Литература

Александров В. Г. (1937). Анатомия растений. — Александров В. Г. (1954). Анатомия растений. — Александров В. Г. и А. С. Тимофеев. (1925). О растворении кристаллического оксалата кальция в растениях. Журн. Русск. бот. общ., 1—2. — Бородин И. П. (1938). Курс анатомии растений. — Воронин Н. С. (1955). Практикум по анатомии и морфологии растений. — Джапаридзе Л. И. (1953). Практикум по микроскопической химии растений. — Жукова Н. А. (1955). Опыт построения системы *Ranunculaceae* (диссерт.). — Жуковский П. М. (1949). Ботаника. — Комаров В. Л. (1938). Практический курс анатомии растений. — Крашенинников Ф. Н. (1937). Лекции по анатомии растений. — Культиасов М. В. (1953). Ботаника, 1 ч. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Ростовцев С. И. (1948). Практикум по анатомии растений. — Савченко М. И., Г. А. Комар и Г. Н. Белякова. (1959). О связи процесса дегенерации ядра растительной клетки с образованием в ней кристаллов оксалата кальция. — Bloch E. (1924). — Dissymetries de structure de rhizomes sounis á certaines actions mecaniques. Leur étude expérimentale. Thèses présentées á la Faculté des sciences de Paris pour obtenir le grade de docteur des sciences naturelles. — Metkalfe a. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons.

(Получено 19 IX 1960).

Б. Т. Матиенко

АНАТОМИЯ ПЛОДА *LUFFA CYLINDRICA* (L.) ROEM.

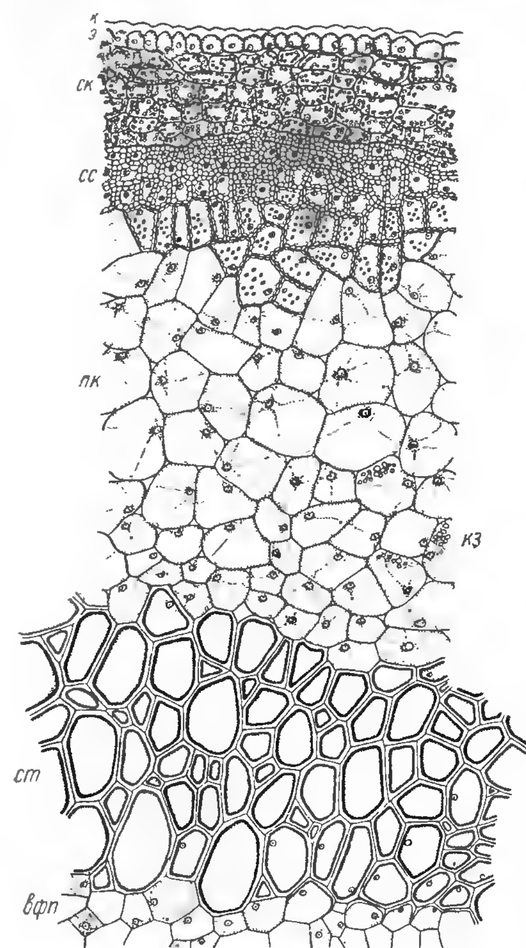
С 1 рисунком

Экономическая ценность плодов люффы вызвала за последнее время заметное расширение районов испытания и возделывания этой культуры (Михеев, 1927; Князев, 1928; Кобякова, 1930а, 1930б; Карташов, 1932; Хримлян, 1940; Дергачев, 1953; Барановский, 1956, и др.). Люффа внедряется и в Молдавии (Нестеренко, 1958, 1959).

Естественно, что интерес вышеупомянутых исследователей был связан в основном с вопросами агротехники, селекции, а также с изучением технических показателей плодов в соответствующих условиях возделывания. Поэтому изучение генера-

тивных органов, в том числе и плодов, выполнялось на уровне требований этих задач, и в указанных работах содержатся только отдельные сведения о макроскопическом строении плода люффы.

Литература по анатомии плодов люффы относится к XIX и к началу нашего века; немногие исследования были выполнены за последние десятилетия. Наиболее ценны работы Ясуда (Yasuda, 1903) и Барбер (Barber, 1909). В частности, Ясуда описывает строение плодов как *Luffa cylindrica*, так и *L. acutangula* (L.) Roxb., отмечая главные составные ткани в общем сравнительноанатомическом обзоре строения перикарпа тыквенных.



Участок поперечного среза наружной области околоплодника средней части плода люффы цилиндрической.

к — кутикула; *э* — эпидермис; *ск* — субэпидермальные клетки; *сс* — склероидный слой; *пк* — паренхимные клетки; *ст* — склеренхимный тяж; *вфп* — внешняя флоэма периферического биколлатерального проводящего пучка; *кз* — крахмальные зерна.

Плоды люффы, с учетом этапов онтогенетического развития главным образом сосудисто-волокнистых тяжей, исследовали Синнотт и Блох (Sinnott, Bloch, 1942, 1943). Работы этих авторов проводились с применением цитологической методики, что позволило им изучить локализацию клеточных делений в процессе роста плодов и выяснить ход дифференциации склеренхимы. Рисунок, изображающий сосудисто-волокнистый остов на поперечном срезе плода, дан в монографии Коньо и Гармса (Cogniaux и Harms, 1924). Ранние сведения относительно развития пульпы плодов у некоторых видов тыквенных, в том числе и люффы, содержатся в статье Карюэля (Caruel, 1859). Он констатирует только факт волокнистости мякоти плодов люффы, хотя по другим изученным видам и родам приводит достаточно подробные данные. Видимо, эти работы и следует считать основными в изучении анатомического строения плодов люффы.

Можно указать также некоторые исследования, не связанные непосредственно с изучением гистологии плодов (Монтеверде и Любименко, 1910; Brouwer, Stählin, 1955; Chopra, Agarwal, 1958; Singh, 1958).

Нас интересовала структура плода люффы с учетом последовательности расположения тканей в различных плоскостях плода, а также характеристика элементов этих тканей. Принимая во внимание высыхание плодов при полной их зрелости, мы брали плоды до наступления этой фазы с тем, чтобы не упустить присутствие всех составных частей гистоструктуры на предшествующих этапах развития плодов, при этом исключалась возможность деформации клеток при окончательном созревании плода.

Плоды люффы цилиндрической были предоставлены в наше распоряжение К. И. Пангало и М. К. Гольдгаузен (Институт орошаемого земледелия и овощеводства, г. Тирасполь), за что мы им очень признательны.

Первоначально плоды фиксировались в 70° спирте. Срезы их плодов готовили от руки, при помощи бритвы, с последующим применением микрохимических реакций хлор-цинк-йодом и флороглюцином с соляной кислотой. Отдельные части плодов подвергались дофиксации в 70° спирте (96 частей) и формалине (4 части), срезы делались микротомом; в дальнейшем они проходили соответствующую обработку до получения постоянных препаратов. Для комбинированного окрашивания использовались в одном варианте гематоксилин по Делафильду с эритрозином, в другом — малахитовый зеленый и конго красный. Подбор вышеупомянутых красителей и реактивов

диктовался наличием и характером гистологических элементов околоплодника.

Препараты рассматривали под микроскопом модели МБИ-3 и МБС-1. Зарисовка объектов проводилась при помощи рисовального аппарата РА-4. Микрометрические измерения осуществлялись с помощью окулярного микрометра и винтового окулярного микрометра АМ-9-2 на временных препаратах, так как на постоянных наблюдается некоторое сжатие.

На поперечном срезе (см. рисунок), сделанном по направлению к центру, видно, что околоплодник состоит из следующих тканей: эпидермис, субэпидермальный хлорофиллоносный слой, механический склереидный слой, паренхима, пронизанная сосудисто-волокнистыми пучками.

Эпидермис образован одним рядом клеток прямоугольной или квадратной формы с выпуклыми наружными стенками. Клетки содержат протоплазму и ядро. Полости эпидермальных клеток несколько отличаются по своему характеру от других изученных нами тыквенных (арбуз, дыня, тыква, момордика, бешеный огурец и др., см. Матиенко, 1956а, 1956б, 1957), хотя Ясуда относит эпидермис люффы и арбуза к одному типу. Клетки эпидермиса покрыты кутикулой, которая достигает у люффы 5 μ в толщину. Поверхность кутикулы неровная. Согласно данным Ясуда, на ее поверхности наблюдается полосатость. От эпидермальных клеток отходят волоски или трихомы, многоклеточные (до пяти клеток в одном ряду), с заостренным концом. На той фазе, при которой нами изучались плоды, волоски очень малочисленны. Размеры клеток кожицы без кутикулы равняются приблизительно 20 μ в радиальном направлении и 25 μ в тангентальном.

Количество устьиц на 1 мм², по результатам измерений Ясуда, у люффы цилиндрической равно 60, что превышает число устьиц, известное для всех изученных им плодов тыквенных (арбуз, тыква, огурец, мелотрия, актиностемма, лагенария, момордика и др.).

Субэпидермальный слой составлен относительно большими клетками (по сравнению с арбузом и теми видами тыкв, которые имеют склереидный слой), образующими 5—7 рядов. Клетки удлинены в тангентальном направлении. Те из них, которые лежат непосредственно под эпидермисом, имеют более утолщенные стенки, чем расположенные ближе к центру. Протопласт клеток имеет много хлоропластов относительно больших размеров, которые располагаются постенно. Видны также ядра. Толщина всего субэпидермального слоя достигает 70—75 μ.

Небезынтересна закономерность количественного расположения субэпидермальных клеток по отношению к эпидермальным. Часто одна субэпидермальная клетка простирается на расстоянии, занятом 2—3 клетками эпидермиса. Этот признак заслуживает внимания при анатомических анализах как диагностический, о чем свидетельствуют работа В. А. Рыбина (1925) по яблоне и наши наблюдения над плодами многих тыквенных.

Плоды люффы относятся к числу тех плодов тыквенных, у которых имеются каменистые клетки в наружной области мезокарпа. Они составляют твердый слой, выполняющий механическую функцию. Слой этот по своей организации подобен такому же слою у арбузов (Матиенко, 1957). Его клетки образуют группы, которые в свою очередь могут срастаться между собой, образуя сложные группы, состоящие из 2—3 простых групп. Эта картина представляется особенно убедительной на тангентальных срезах, выполненных на уровне склереидного слоя, в том месте, где длина групп наибольшая.

В пределах каждой отдельной группы каменистые клетки различаются по своей величине и строению оболочки. Первые 3—5 рядов клеток от наружного края более мелкие, с сильно утолщенными, одревесневшими клеточными оболочками. Клетки нижнего края группы более крупные, но с менее утолщенными оболочками. Стенки всех склереидных клеток пронизаны порами.

С применением гематоксилина и других красителей становятся хорошо видны ядра и постенный слой протоплазмы, тем самым подтверждается, что клетки склереидного слоя являются живыми по крайней мере на этой стадии.

За слоем склереидных клеток начинается паренхима коры, которая переходит в паренхиму мякоти. Размер паренхимных клеток увеличивается по мере приближения к центру плода. Интересно, что большинство клеток ориентировано в той или иной степени к сосудисто-волокнистым пучкам, а около склереидных групп к слою склереидных клеток. В клетках паренхимы видны многоугольные крахмальные зерна различной величины, размер самых больших зерен 5 μ. Как правило, крахмалом снабжены клетки, расположенные по соседству с проводящими пучками.

Коровая паренхима, а также и центральная, пронизаны армированными проводящими пучками (термин Раздорского, 1949), т. е. пучками, в которых имеются наряду с проводящими элементами и клетки механической ткани (склеренхимы). Все пучки в плодах люффы имеют в центре несколько сосудов и определенное количество ситовидных трубок со спутниками. Пучки окружены неполным или полным кольцом склеренхимы. Сказать, что имеются тяжи, состоящие только из склеренхимы, мы еще не можем.

Заслуживает внимания следующий факт. При действии флороглюцина и соляной кислоты оболочки клеток склеренхимы окрашиваются в вишнево-красный цвет подобно другим одревесневшим оболочкам. Правда, интенсивность окраски бывает различна в пределах толщины оболочки, сильнее окрашена зона, граничащая с межклеточным веществом. Закономерность большего одревесиения межклеточного вещества и, следовательно, более интенсивная окраска соответствующей ткани общеизвестны, но интересно, что на постоянных препаратах оболочки склеренхимы не приобретают зеленого цвета от малахитовой зелени, как остальные одревесневшие оболочки каменистых клеток и сосудов на том же срезе. Стенки клеток склеренхимы не окрашиваются этим красителем.

Испытывая малахитовый зеленый (в комбинации с конго красным) на различных объектах, мы приходим к выводу, хотя и не окончательному, что этот краситель окрашивает только сильно одревесневшие оболочки, оставляя без следа мало пропитанные лигнином стенки клеток. Что же касается флюроглюцина с соляной кислотой, то вишнево-красный цвет появляется при его действии почти всегда, даже если имеем дело со слабо одревесневшими оболочками.

В результате вышеизложенного можно отметить явление относительно слабого одревеснения стенок у клеток склеренхимы по сравнению с клетками склереидного слоя и сосудов (на той фазе развития плода, на которой велось изучение).

На рисунке видеп участок склеренхимы с наружной стороны одного из крупных периферических пучков, на границе с внешней флоэмой. Обращает на себя внимание различие в диаметре клеток, что, по-видимому, связано с тем, что срез охватил клетки на разной высоте по их длинной оси. На срезе более мелки клетки, срезанные возле верхушки, а более крупны — срезанные в средней или другой части между заостренными концами.

Окраска гематоксилином и эритрозином показала присутствие ядра и протоплазмы во многих клетках склеренхимы. Таким образом, наличие протопласта указывает на их жизнедеятельность на этом этапе развития плода.

Синнотт и Блох, исследовавшие образование волокон на протяжении всего онтогенетического развития плода, утверждают, что тяжи начинают дифференцироваться, когда завязь (а не плод!) имеет 1 мм в ширину, и этот процесс прекращается, когда заканчивается клеточное деление. Волокна у люффы, по данным указанных исследователей, увеличиваются и после завершения увеличения объема плода, что не наблюдается у других тыквенных. По их мнению, в составе пучка, кроме проводящих и механических тканей, имеются клетки промежуточного характера. С этим положением можно согласиться, так как бывает затруднительно определить принадлежность той или иной клетки из состава пучка к определенной ткани. Поэтому Синнотт и Блох облегчили создавшееся положение тем, что стали рассматривать тяжи в плодах люффы как видоизмененные сосудисто-волокнистые пучки.

В заключение отметим, что проведенное исследование позволило уточнить гистологическую структуру околоплодника люффы, который, как было описано выше, состоит из следующих тканей: эпидермиса, субэпидермальной хлорофиллоносной паренхимы, склереидного слоя и паренхимы коры и мякоти, пронизанных армированными проводящими пучками.

После проведенного микроскопического анализа плодов люффы встает еще целый ряд вопросов их микрокарпологии, требующих тщательных наблюдений и обобщений. В первую очередь необходимы изучение общего онтогенеза плода и анализ влияния различных условий на структуру плода с применением различных методов исследования.

Литература

Барановский А. Л. (1956). — Опыт выращивания люффы и лагенарии в Житомире. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 24. — Дергачев И. (1953). Люффа. — Карташов Н. И. (1932). Люффа — новая промышленная культура в СССР. — Князев А. В. (1928). — Люффа или мочалочная тыква. Начальные сведения о культуре. — Кобякова Ю. А. (1930а). Культура люффы на Черноморском побережье Кавказа. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц.. XXIII, 2. — Кобякова Ю. А. (1930б). Люффа — растительная губка. — Матиенко Б. Т. (1956а). Анатомическая характеристика плодов отдельных сортов тыквы (*Cucurbita pepo* var. *giraumontia* Duch.). Уч. зап. Тирасп. пед. инст., II. — Матиенко Б. Т. (1956б). Об анатомическом строении околоплодника культурных дынь (*Melo* Adans). Бот. журн., 4. — Матиенко Б. Т. (1957). Об анатомо-морфологической природе цветка и плода тыквенных. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, 4. — Михеев А. А. (1927). Культура люффы. Изв. Азерб. политехнич. инст., III. — Монтеверде Н. и В. Н. Любименко. (1910). Заметка о геотропизме плодов люффы. Изв. Имп. СПб. бот. сада, X, 1. — Нестеренко В. Г. (1958). О возможности культуры люффы в Молдавии. Изв. Молд. фил. АН СССР, 1. — Нестеренко В. Г. (1959). Люффа — новая культура для Молдавии. Землед. и животновод. Молдав., 9. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Рыбин В. А. (1925). Анатомические особенности в строении плода различных сортов яблони. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 2. — Хримлян А. И. (1940). Культура люффы в Армянской ССР. Бюлл. Бот. сада Бот. инст. Армянск. фил. АН СССР, 1. — Barber K. G. (1909). Comparative histology of fruits and seeds of certain species of Cucurbitaceae. Bot. Gaz., 47. — Brouwer W. u. A. Stählin. (1955). Handbuch der Samenkunde für Landwirtschaft Gartenbau und Forstwirtschaft — Caruel T. (1859). Observations sur la nature et l'origine de la pulpe qui entoure les graines dans certains fruits. Ann. Sc. nat., Bot. sér., 4, XII. — Chopra R. N. a. S. Agarwal. (1958). Some further observations on the endosperm haustoria in the *Cucurbitaceae*. Phytomorph., 1—2. — Cogniaux A., H. Harms. (1924). *Cucurbitaceae*. In: Engler Pflanzenreich, IV, 88. — Singh S. N. (1958). A note on partial parthenocarpy in the genus *Luffa*. Current Sci., 27. 2. — Sinnott E. W., R. Bloch. (1942). Fiber development in *Luffa*, The sponge gourd. Amer. Journ. Bot., 29, 10. — Sinnott E. W., R. Bloch. (1943). Development of the fibrous net in the of various races of *Luffa cylindrica*. Bot. Gaz., 105, 1. — Yasuda A. (1903). On the comparative Anatomy of the *Cucurbitaceae*, wild an cultivated in Japan. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, XVIII, IV.

Ботанический сад
Молдавского филиала АН СССР,
г. Кишинев.

(Получено 28 VI 1960).

Р. С. Лимарь

ВЛИЯНИЕ УЛЬТРАЗВУКА НА ПРОРАСТАНИЕ ЧЕЧЕВИЦЫ

Вопросу о влиянии ультразвука на всхожесть и прорастание семян посвящено довольно большое количество исследований. По данным некоторых авторов, ультразвук слабой интенсивности может благоприятно влиять на прорастание растений. Так, например, (Tomberg, 1950) показано, что при обработке семян кресса ультразвуком с частотой 800 кгц при слабой интенсивности (0.4 вт/см^2) в течение 10 мин. было получено ускорение прорастания. Е. Л. Рубан и Н. Н. Долгополов (1952) указывают, что при обработке семян пшеницы, овса и конопли в течение 1—3 мин. их всхожесть повышается (частота колебаний 1300 кгц, анодный ток 140 ма). Было установлено также (Schwabe a. Thornley, 1950), что скорость прорастания семян озимой ржи ускоряется под действием ультразвука (частота 1000 кгц, напряжение на кварце 4.5 и 3 кв, время 10 и 20 мин.). З. П. Бочанцева (1955) получила некоторое ускорение прорастания семян тюльпанов при частоте ультразвуковых колебаний 300 кгц, в течение 30 сек., 1 мин., 1 м. 30 сек. Аналогичное действие ультразвука наблюдали Йенихен и Хейман (Jaenichen u. Heiman, 1955) на семенах сахарной свеклы (частота 200 кгц, интенсивность 2—6 вт/см^2).

Другие исследователи, напротив, считают, что ультразвук действует тормозящим образом на прорастание различных растений, особенно при относительно высокой мощности.

Например, в исследованиях Хаскела (Haskell, 1950) найдено, что обработка семян кукурузы ультразвуком высокой интенсивности (35 вт/см^2, частота 1000 кгц, время 5—15 мин.) снижает прорастание семян в поле; при действии ультразвука более низкой интенсивности (10 вт/см^2) никакого эффекта не наблюдается. Хессе (Hesse, 1952) показал, что обработка ультразвуком отрицательно сказывается на прорастании семян лука (частота 1000 кгц, мощность 0.5 вт/см^2, время 10—48 мин.). Отрицательный эффект был получен также (Spencer, 1952 г.) на семенах гороха и (Stockebrand, 1952) на семенах свеклы, и т. д.

Несоответствие в данных, полученных разными авторами, объясняется тем, что действие ультразвука, очевидно, специфично для разных видов растений. Немаловажное значение имеет и интенсивность озвучивания. Особенно большой эффект оказывает частота ультразвуковых колебаний: семена различных растений реагируют на нее по-разному, что связано, по-видимому, с различным химическим составом семян и особенно с различными их размерами.

Целью настоящей работы было изучение влияния ультразвуковых колебаний на прорастание семян различных сортов чечевицы *Lens esculenta* Moench одного пункта посева и различных лет репродукции (табл. 1). Нам казалось интересным исследовать, нельзя ли с помощью воздействия ультразвуковыми колебаниями повысить всхожесть старых семян и выяснить сортовые различия семян по действию на них ультразвука.

ТАБЛИЦА 1

Образцы семян чечевицы, взятые для опыта (репродукция Петровской опытной станции, Пензенская обл.)

№ по каталогу ВИРа	Название образца	Происхождение	Год урожая
15	Чечевица *Lens esculenta*	Дагестанская АССР	1947
15	То же	То же	1952
15	» »	» »	1955
26	» »	Германия	1947
26	» »	»	1952
26	» »	»	1955
175	Чечевица местная	Палестина	1947
175	» »	»	1949
175	» »	»	1951
175	» »	»	1955
244	Чечевица 'Степная 244'	УССР, Киевская обл., Мироновка	1947
244	То же	То же	1950
244	» »	» »	1951
244	» »	» »	1952
244	» »	» »	1954

Семена озвучивались на ультразвуковой установке ГУ-3 № 8 завода Москип, при частоте колебаний 750 кгц и напряжении на кварце 4 кв, в течение 3 мин. Озвучивание производилось при температуре 25° в воде, в специально сконструированной сетчатой кассете с держателем, в котором семена располагались в один слой, чем достигалась относительная равномерность действия ультразвуковых волн. После обработки ультразвуком семена помещались в чашки Петри, на фильтровальную бумагу, смоченную 10 мл воды и ставились в термостат, при температуре 25°; параллельно в такие же условия помещались необработанные ультразвуком контрольные семена.

Через 48 часов проводился замер первичных корней проросших семян. В табл. 2 даны результаты этих измерений (среднее из 20), сделанных в двукратной повторности.

$$\rho = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}},$$

где ρ — статистическая достоверность разницы между опытом и контролем, M_1 и M_2 — средняя длина корней опытных и контрольных вариантов; m_1 и m_2 — соответствующие им средние квадратические ошибки. При $\rho > 3$ разница достоверна; при $2 < \rho < 3$ разница вероятна; при $\rho < 2$ разница недостоверна.

Взятая для опыта дозировка ультразвука, указанная выше, была экспериментально получена в предварительном опыте для чечевицы сорта 'Новоуринская 3567' и дала оптимальные результаты. Эти данные (для сравнения) также включены в табл. 2.

Необходимо отметить, что все образцы семян урожая 1947 г. (кроме сорта 'Степная 244') оказались совершенно невсхожими, поэтому ультразвук не повлиял на их всхожесть и в озвученных вариантах тоже не было проросших семян.

Из данных табл. 2 видно, что ультразвук взятой дозировки действует неодинаково на рост первичных корней различных образцов чечевицы. Если семена образца из Дагестанской АССР (№ по кат. 15) урожая 1952 и 1955 гг. дали достоверное превышение длины первичных корней под действием ультразвука, то у другого коллекционного образца из Германии (№ по кат. 26) урожая 1952 г. это превышение было лишь вероятно, а у семян урожая 1955 г. никакого влияния ультразвука отмечено не было.

У местного сорта из Палестины (№ по кат. 175) наблюдалось положительное влияние ультразвука в большей степени у семян урожая 1951 г., а у сорта 'Степная 244', за исключением образца 1954 г., по всем годам репродукции было отмечено отрицательное влияние ультразвука.

ТАБЛИЦА 2

Влияние ультразвука на рост первичных корней чечевицы

№ по каталогу ВИРа	Сорт	Год урожая	Средняя длина (в мм)		ρ — статистическая достоверность разницы
			опытная	контрольная	
1779	'Новоуринская 3567' . . .	1958	18.5 ± 0.7	14.8 ± 0.6	> 3
15	Из Дагестанской АССР .	1952	25.2 ± 0.7	18.7 ± 0.8	> 3
15	» » »	1955	26.5 ± 0.9	14.5 ± 0.6	> 3
26	Из Германии	1952	19.4 ± 0.8	16.3 ± 0.9	2 < ρ < 3
26	» »	1955	24.8 ± 1.4	24.0 ± 1.3	—
175	Местная из Палестины . .	1951	14.8 ± 0.9	10.4 ± 0.5	> 3
175	» » »	1955	17.2 ± 0.8	15.2 ± 0.8	= 2
244	'Степная 244'	1947	17.0 ± 1.2	15.0 ± 1.4	< 2
244	»	1950	19.0 ± 1.0	19.0 ± 1.3	< 2
244	»	1951	19.4 ± 0.7	20.1 ± 0.9	< 2
244	»	1952	28.5 ± 0.9	27.5 ± 1.1	< 2
244	»	1954	36.1 ± 1.0	28.9 ± 1.1	> 3

Семена, взятые для опыта, сильно отличались по своим размерам (по толщине и диаметру семени, табл. 3). Возможно, в этом заключается причина того, что ультразвук взятой интенсивности и частоты оказывал на них неодинаковое действие.

ТАБЛИЦА 3

Средние размеры семян чечевицы (в мм)

№ по каталогу ВИРа	Сорт	Год урожая	Размеры семян		$\frac{h}{l^2}$
			h — толщина	l — длина	
1779	'Новоуринская 3567' . . .	1958	2.1	5.3	0.08
15	Из Дагестанской АССР .	1952	2.1	4.5	0.10
15	» » »	1955	2.5	4.3	0.13
26	Из Германии	1952	2.4	4.5	0.11
26	» »	1955	2.1	3.7	0.15
175	Местная из Палестины .	1951	2.9	5.1	0.11
175	» » »	1955	2.8	4.9	0.11
244	'Степная 244'	1947	2.4	4.1	0.14
244	»	1950	2.2	3.5	0.17
244	»	1951	2.3	3.8	0.16
244	»	1952	2.2	3.5	0.17
244	»	1954	2.3	3.8	0.16

Мы предположили (Лимарь, 1960), что действие ультразвука может быть эффективным в том случае, когда частота ультразвуковых колебаний попадает в резонанс с частотой собственных колебаний семян. Аналогичную точку зрения высказал Пфирш (Pfirsch, 1959), который объяснил благоприятное действие ультразвука частотой 3000 килоциклов на межклетники листьев элодеи тем, что на них влияет явление резонанса, так как размеры межклетников соответствуют указанной частоте колебаний. Если допустить, что частота собственных колебаний семени равна частоте собственных колебаний параллелепипеда таких же размеров и удельного веса, то формула для определения частоты собственных колебаний семян (Hütte, т. 1 : 553) может быть представлена в следующем виде:

$$\omega = \frac{kh}{l^2 \sqrt{d}},$$

где ω — частота собственных колебаний, h — толщина семени (в см), l — длина семени (в см), d — удельный вес (в г/см^3), k — коэффициент пропорциональности.

Как видно из этой формулы, частота собственных колебаний семени зависит от его размеров и, следовательно, от отношения $\frac{h}{l^2}$.

В нашем опыте при большом различии их в размерах семена имеют различную частоту собственных колебаний, а, следовательно, и оптимальная частота ультразвуковых колебаний должна быть для них неодинаковой (удельный вес семян мы не принимаем во внимание, так как для всех исследованных семян чечевицы он был одинаков и равен 1.2 г/см^3).

Взятая для данного опыта частота ультразвука была оптимальной для чечевицы 'Новоуринская 3567' (как это отмечалось выше), для которой $\frac{h}{l^2} = 0.08$ см$^{-1}$. Следовательно, эта частота должна быть оптимальной для тех семян, величина $\frac{h}{l^2}$ которых близка к 0.08 см$^{-1}$.

При сопоставлении данных табл. 2 и 3 можно видеть, что это положение в большинстве случаев подтверждается, а именно: максимальный прирост первичных корней чечевицы под действием ультразвука имеет место в том случае, когда отношение $\frac{h}{l^2}$ близко к 0.08 см$^{-1}$ (Дагестанская АССР № по кат. 15, из Германии № 26 и из Палестины № 175). У чечевицы 'Степная 244' во все годы репродукции, кроме 1954 г., отношение $\frac{h}{l^2}$ было значительно выше 0.08 см$^{-1}$, поэтому ультразвук использованной частоты не оказал положительного действия.

Выводы

1. У семян чечевицы имеются сортовые различия в отношении действия на них ультразвука определенной частоты, связанные с неодинаковыми размерами семян.
2. Оптимальные ультразвуковые колебания стимулируют прорастание жизнеспособных семян и не оказывают никакого действия на семена, полностью потерявшие всхожесть.

Литература

Бочанцева З. П. (1955). Прорастание семян тюльпанов, подвергнутых воздействию ультразвука. ДАН Узб. ССР, 4. — Лимарь Р. С. (1960). Специфичность действия ультразвука различной частоты на семена некоторых растений. Бот. журн., 8. — Рубан Е. Л. и Н. Н. Долгополов. (1952). О воздействии ультразвуковых колебаний на ранние фазы развития растений. ДАН СССР, 84, 3. — Haskell G. (1950). Studies with sweet corn. III. The primary effects of treating seeds with ultrasonics. Plant a. Soil, 11, 4. — Hesse R. (1952). Zur Wirkung der Ultraschall Bechandlung von Samen auf die Keimung und das nachfolgende Wachstum von Pflanzen. Flora, 139. — Jaenichen u. Heiman. (1955). Untersuchungen über eine Anwendungsmöglichkeit des Ultraschalls in Phytotherapie. Phytopathologische Zeitschrift, 4, 4. — Pfirsch R. (1959). Action des ultrasons sur le pouvoir réducteur des cellules folliaires d'*Elodea* : rôle de meats, rôle de la frequence ultrasonore. Compt. Rend. Ac. Sc., 248, 3. — Schwabe W. W. a. M. J. Thornley. (1950). Vernalisation of winter rye by ultrasonics. Ann. Appl. Biol., 37, 1—2. — Stockebrand A. (1952). Einwirkung von Ultraschall auf Keimung und Wachstum der Zuckerrübe. Zeitschr. Acker-Pflanzenbau, 95, 4. — Tomberg A. (1950). Influence des agents physiques — rayons ultraviolets, ondes courtes et ultrasons, — sur la germination et la croissance radiculaire du Cresson alenois. Arch. Inst. de Physiol., 58, 2.

Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград.

(Получено 26 XII 1960).

Е. П. Заборовский и Н. Н. Варасова

О ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН КАЛИНЫ И ГОРДОВИНЫ

С 4 рисунками

У калины и гордовины, относящихся к одному роду *Viburnum*, прорастание семян происходит неодинаково. Как у калины (*V. opulus* L.), так и у гордовины (*V. lantana* L.) строение семян в общем сходное (рис. 1). Эндокарп (на рисунке не показан) и кожура этих семян легко пропускают воду, и семена быстро набухают. Прорастание семян калины и гордовины при температуре 18—20° растягивается на 3—4 месяца. Обычно семена калины прорастают быстрее, чем семена гордовины. Удаление эндокарпа ускоряет прорастание, еще быстрее прорастают семена, когда удаляется не только эндокарп, но и часть эндосперма у корешка зародыша. В этом случае прорастание семян происходит в течение месяца, и поэтому проращивание семян с удалением эндокарпа может быть рекомендовано контрольным станциям лесных семян для определения всхожести семян калины и гордовины. Обработка семян в тех же целях концентрированной серной кислотой или горячей водой (70°) не дает положительных результатов.

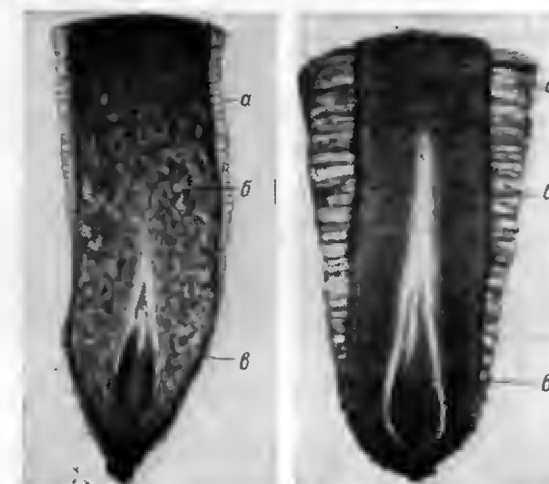


Рис. 1. Микрофотография продольного среза части семени калины (*слева*) и гордовины (*справа*).

а — кожура, *б* — эндосперм, *в* — зародыш.

По биохимическому составу семена калины и гордовины также очень сходны; в них содержится большое количество жира и растворимых углеводов, крахмал обычно отсутствует. Характер биохимических превращений запасных питательных веществ при прорастании этих семян тоже одинаков: в них уменьшается содержание жира, возрастает количество растворимых углеводов и появляются следы крахмала. Содержание общего азота остается почти без изменений (см. таблицу).

Изменение количества запасных питательных веществ в семенах калины и гордовины (в процентах от воздушно-сухого веса)

Порода	Место сбора	Состояние семян	Углеводы: растворимые	Углеводы: крахмал	Жир	Общий азот
Калина обыкновенная	Орловская обл.	Воздушно-сухое . .	9.0	Нет	36.8	2.6
То же	» »	Проросшее	13.6	Следы	17.6	3.0
Гордовина	Ленинград	Воздушно-сухое . .	8.3	»	28.3	2.5
»	»	Проросшее	14.6	»	22.5	2.7

Несмотря на одинаковое морфологическое и анатомическое строение семян калины и гордовины и тождественность биохимических процессов, происходящих в них при прорастании в одинаковых температурных условиях, дальнейшая судьба их различна. У семян гордовины после прорастания сразу же начинается рост верхушечной почки и они дают нормальные проростки. У семян калины после появления корешка верхушечная почка не растет и они не дают всходов.

Это подтверждается следующим опытом: семена гордовины, посеянные в августе и начале сентября, дают всходы на следующий год летом; семена посеянные весной, всходят в год посева летом, но несколько позднее, чем при посеве осенью, и дают меньшую грунтовую всхожесть. Семена калины, посеянные в августе и сентябре,

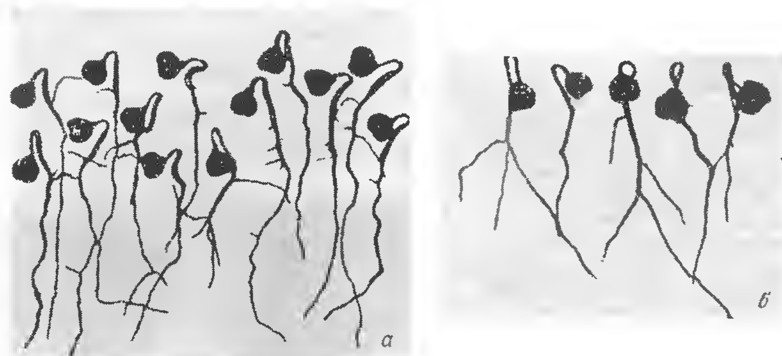


Рис. 2. Проростки калины.

а — выкопанные из грядки 15 X 1950, посев был сделан 29 IX 1949; *б* — выкопанные 15 XI 1950, посев был сделан 16 V 1950.

не всходят на следующий год; всходы их появляются только через 1 год, т. е. на вторую весну. Семена калины, посеянные весной, дают всходы на следующий год весной.

У семян калины при осеннем посеве образуется корень с боковыми корешками на следующий год, а при весеннем — в тот же год. Семядоли же в обоих случаях не освобождаются от эндосперма и остаются в почве, поэтому всходы над землей не появляются (рис. 2). Следовательно, появление корешков у семян калины еще не является показателем того, что из этих проростков в тот же год могут быть получены нормальные всходы. Исследования показали, что при росте корешка зародышевая почка в семени калины не остается в состоянии покоя; в конусе нарастания ее образуется 4—10 листочков (рис. 3).

Рис. 3. Микрофотография среза зародышевой почки в семени калины, вышедшем из состояния покоя.

Таким образом, для прорастания семян калины и гордовины не нужна низкая температура, но для роста верхушечной почки калины она необходима, так как только после ее воздействия у калины можно получить нормальные всходы.

Стратификация семян калины и гордовины при температуре 4—6° и под снегом в течение 6 месяцев также дала различные результаты: семена гордовины проросли на 65%, прорастания семян калины не наблюдалось. Следовательно, для прорастания семян калины нужна повышенная температура, при которой начинается рост корешков и происходят изменения в конусе нарастания стебля. Рост корешков, начавшийся при повышенной температуре, продолжался и при перенесении семян калины на холод. Проросшие во влажном песке при 17—20° семена калины были помещены в условия температуры 4—5°, рост корешков продолжался и в этих условиях; через 3 месяца длина их была равна 3.5 см. Непроросшие семена из этой же партии тоже были перенесены в эти же температурные условия, через 20 дней 79% семян проросло, а через 1.5 месяца длина корешков их достигла также 3.5 см.

Нам удалось получить нормальные всходы калины за 7 месяцев следующим путем. Семена калины, проросшие в течение 3 месяцев во влажном песке при 17—20°, были разделены на две партии: одна была оставлена в прежних температурных условиях, другая перенесена в условия температуры 4—5° на 4 месяца. По истечении срока семена с очень большими корешками были высажены в вазоны и поставлены в теплицу.

Семена, получившие холод, проросли нормально и дали хорошие растения с крупными настоящими листьями. У семян же, бывших все время в тепле, был снят эндокарп, после чего они дали маленькие растеньица, рост стебля у них был задержан и настоящие листья были очень мелкими (рис. 4).

Таким образом, при прорастании семян калины росту стебля предшествует рост корня. Семена таких растений Крокер (Crocker, 1948) относит к группе семян с покоящимся эпикотилем, у которых последний, прежде чем развиться в стебель, должен подвергнуться воздействию пониженной температуры (от 3 до 5—6°). Пониженная температура оказывается эффективной только после того, как конус нарастания стебля тронулся в рост при повышенной температуре.



Рис. 4. Всходы калины трехмесячного возраста: *слева* — из семян, бывших под воздействием температуры 18—20° в течение 6 месяцев, *справа* — из семян, бывших 2 месяца под воздействием температуры 18—20° и затем 4 месяца при температуре 5°.

Кроме того, наши опыты показали, что обычные приемы стратификации семян калины не дают удовлетворительных результатов, так как ее семена очень израстают и становятся не пригодными для посева, поэтому следует применять весенние или осенние посевы; в первом случае всходы появляются на следующий год, во втором — через год.

Литература

Crocker W. (1948). Growth of plants.

М. А. Бескаравайная

ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО И ЕГО ГИБРИДОВ

С 1 рисунком

Целью работы по гибридизации клена ясенелистного было получение таких гибридов, которые были бы быстро растущими, засухоустойчивыми, зимостойкими, как клен ясенелистный, обладали бы стройным стволом, хорошей кроной и плотной древесиной, как клен остролистый, и были бы пригодны для выращивания в тяжелых климатических условиях Юго-Востока европейской части СССР.

А. В. Альбенским в 1939—1941 гг. были получены гибридные семена от скрещивания клена ясенелистного (*Acer negundo* L.), взятого в качестве материнского растения, с кленом остролистым (*A. platanoides* L.) и из них впоследствии выращены сеянцы гибридов первого поколения. Второе поколение гибридов было выращено из семян, собранных с лучших гибридов первого поколения, при свободном переопылении их между собой.

В 1952—1954 гг. нами изучались биологические и лесоводственные особенности второго поколения гибридов клена ясенелистного в условиях Сталинградской области. Лучшие экземпляры этих гибридов в пятилетнем возрасте достигали 4 м в высоту, 4.5 см в диаметре у корневой шейки и 2.5 см в диаметре на высоте груди. В целом же гибриды второго поколения превосходили клен ясенелистный (контроль) по высоте на 37—98%. У гибридов второго поколения наблюдался «гетерозис» листьев, около 50% экземпляров имели листья темно-зеленого цвета. Клен ясенелистный является двудомным растением, т. е. имеет женские и мужские экземпляры. Среди гибридов первого поколения клена ясенелистного оказалось 6 экземпляров с обоеполыми цветками, приносящими всхожие семена. Это свойство унаследовали и гибриды второго поколения. Таким образом, в результате гибридизации произошло частичное превращение двудомного вида в однодомный (Бескаравайная, 1958).

В настоящей статье приводятся данные по изучению морфологии цветков, экологии цветения и плодоношения клена ясенелистного и его гибридов, представляющие интерес для целей дальнейшей гибридизации кленов.



Мужские (*слева*), обоеполые (*посередине*) и женские (*справа*) соцветия гибридов клена ясенелистного. Увел. $1^1/_4$.

Морфология обоеполых цветков гибридов клена ясенелистного. Женские и мужские соцветия и цветки гибридов не отличаются существенно от таковых исходного вида. Разница отмечена лишь в количестве цветков в соцветии в зависимости от пола: у клена ясенелистного в мужских соцветиях среднее количество цветков равно 5—7, в каждом же цветке 4—5 тычинок; в женских соцветиях в среднем по 7 цветков. Цветки имеют редуцированную чашечку из 3—5 чашелистиков.

При изучении однодомных гибридов первого поколения установлено, что среди них имеются экземпляры, у которых все цветки в соцветиях обоеполые. Есть гибриды, у которых также резко выражена обоеполость, но иногда в соцветиях встречаются мужские цветки. В обоеполых цветках встречаются иногда или только 1—3 тычинки, или же они все недоразвитые, т. е. примерно в два раза меньше нормальных и не пылят. На рисунке показаны (схематично) женские, мужские и обоеполые соцветия гибридов.

Подсчеты количества цветков в соцветиях, обмеры цветков и их отдельных частей у гибридов показали, что в обоеполых соцветиях цветков меньше (5—6), чем в женских (9—14) или мужских (7—11) соцветиях. Следовательно, по количеству цветков обоеполые соцветия сходны с соцветиями исходного вида (5—7 цв.). По всем остальным числовым показателям обоеполые цветки напоминают мужские цветки. Частные цветоножки как у мужских, так и у обоеполых цветков опушены сравнительно длинными простыми волосками.

Мы полагаем, что такое строение обоеполых цветков является результатом превращения мужских цветков в обоеполые. Об этом говорит и то, что иногда в обоеполых соцветиях встречаются или чисто мужские цветки, или цветки с недостаточно развитым пестиком, но нормально развитыми тычинками. Обоеполость, вероятно, появилась у двудомного клена ясенелистного в результате гибридизации под влиянием пыльцы клена остролистного.

Когда впервые зацвело второе поколение ($П_2$) гибридов клена ясенелистного, выращенное из семян, собранных с однодомных гибридов первого поколения ($П_1$), то среди них выделились экземпляры с резко обоеполыми цветками, их было 2% (3 экземпляра из 150). 9 экземпляров, или 5% гибридов, имели соцветия переходного типа, и в них были и обоеполые цветки и цветки одного пола, как правило, мужского. Остальные гибриды или не цвели, или оказались мужскими экземплярами. По характеру строения и размерам обоеполые цветки почти не отличаются от таковых у $П_1$ гибридов. От обоеполых цветков и соцветий отличаются соцветия переходного типа у некоторых гибридов $П_2$. Так, в соцветиях с обоеполыми цветками нередко встречались или единичные мужские цветки, или обоеполые цветки, у которых пестик был менее развит, чем тычинки. Как исключительное явление отмечено, что в соцветиях с обоеполыми цветками имелись единичные женские цветки. У однодомных гибридов $П_2$, имеющих обоеполые соцветия переходного типа, отмечены и чисто мужские соцветия.

В обоеполых соцветиях переходного типа, как и у однодомных гибридов $П_1$, встречались обоеполые цветки, у которых были или 1—3 тычинки, или по 2—3 недоразвитых тычинки. Недоразвитые тычинки не пылили и цветки оказывались физиологически однополыми (женскими). Цветоносы у соцветий переходного типа более или менее выражены; реже встречались соцветия, у которых их не было, так же, как и у резко обоеполых соцветий.

Возможно, что наличие соцветий переходного типа связано с тем, что однодомные гибриды $П_2$ плодоносили впервые и, в силу своей расшатанной наследственности, не имели еще определенно выраженного характера цветения.

Дихогамия. При изучении обоеполых цветков у гибридов $П_1$ и $П_2$ установлено, что тычинки и пестик их находились примерно на одном уровне, или тычинки были немного короче пестика. Следовательно, геркогамия (топографическая невозможность самоопыления у обоеполых цветков) у гибридов не выражена.

Однако у обоеполых цветков хорошо выражена дихогамия. И. М. Поляков (1950:33) пишет: «Мы знаем, что явление дихогамии. . . представляется исключительно важным для понимания всей биологии оплодотворения растений. В понимании этого явления — узел важнейших вопросов биологии цветка». У обоеполых соцветий наблюдается протогиния, т. е. пыление наступает тогда, когда рыльца уже засыхают. Специальные наблюдения в естественной обстановке за поведением цветков в соцветиях гибридов и в соцветиях клена ясенелистного позволили конкретизировать данные по их дихогамии. Как правило, пыление в соцветиях с обоеполыми цветками наступает через 1—2 дня после засыхания рылец или в день их засыхания. У отдельных соцветий протогиния не резко выражена — сроки созревания рылец и пыления заходят на один, реже два дня друг за друга, и самоопыление возможно. Следовательно, чистой дихогамии у соцветий с обоеполыми цветками нет, так как зрелое состояние рыльца и пыльников иногда совпадает во времени. Это же подтверждают и опыты по естественной и искусственной гейтоногамии.

Сроки созревания и сохранения жизнеспособности рыльца у клена ясенелистного и его гибридов. Для решения этого вопроса были проведены опыты над гибридами $П_2$ и кленом ясенелистным. Одновременно изолировалось большое количество женских соцветий с цветками на одной и той же стадии развития (в стадии «бутона» за день до его раскрытия) у гибридов и исходного вида. Опыление производилось пыльцой, собранной с этого же вида и предварительно проверенной на жизнеспособность. Ежедневно опылялось не менее 60 цветков как у гибридов, так и у исходного вида. Первое опыление проводилось на следующий день после изоляции, последнее — на пятый день после изоляции. На 14-й день после первого опыления изоляторы снимались. Показателем эффективности опыта считался процент сохранившихся плодов.

Анализ завязавшихся плодов показал, что большинство их у клена ясенелистного и все плоды у гибридов не партенокарпические, а с семенами и зародышами в них (табл. 1).

Из табл. 1 следует, что от каждого опыления получено 100% завязывания плодов, кроме опыления от 5 V у клена ясенелистного (96%). Но анализ семян показал, что качество их тем хуже, чем было старше опыляемое рыльце. Качество семян гибридов значительно лучше, чем у исходного вида (по полнозернистости и весу). Таким образом, у гибридов и у исходного вида жизнеспособность зрелого рыльца сохраняется непродолжительное время, в пределах 4 дней, что необходимо учитывать в различных работах по искусственному опылению.

Автогамия, гейтоногамия и аллогамия у клена ясенелистного и его гибридов. Автогамия — это самоопыление в цветке. Под аллогамией обычно понимаются (Кернер, 1903)различные формы опыления, за исключением самоопыления. В качестве вариантов аллогамии различают гейтоногамию — опыление пыльцой с другого цветка того же экземпляра (соседственное опыление) и ксеногамию (опыление пыльцой с цветка другого экземпляра). В данном изложении мы применяем термин аллогамию в узком смысле слова, как опыление пыльцой с цветков другого экземпляра того же вида.

Обычно с помощью разнообразных, иногда довольно сложных приспособлений в цветках, обеспечивается перекрестное опыление, дающее более жизнеспособное потомство. Но у некоторых растений самоопыление является обязательным способом

опыления, а у других является как бы запасным способом опыления. Часто у перекрестно опыляющихся растений все же может происходить самоопыление, в том случае, если не произойдет перекрестное опыление (Кернер, 1903). И. М. Поляков (1950:44) пишет: «. . . Дарвин сумел показать, что к самоопылению растение прибегает в тех случаях, когда почему-либо затруднено перекрестное опыление, ибо, рассуждает он, лучше оставить семена от самоопыления, чем не оставить их совсем. Иначе говоря, в растительном мире самоопыление играет роль „страховки“, вспомогательного средства. Сейчас нам известно, что даже растения-самоопылители обнаруживают это свое свойство отнюдь не в абсолютной форме!».

«Мы исходим из того положения, — пишет Т. Д. Лысенко (1952), — что длительное самоопыление биологически вредно, так как в этом случае растения получаются менее приспособленные, менее жизненные, менее стойкие против неблагоприятных климатических, почвенных и других условий, и, вслед за Дарвином, утверждаем полезность перекрестного опыления».

У некоторых растений самоопыление совершенно исключается или в силу особого строения цветка, или в силу автостерильности, когда «своя» пыльца неспособна прорастать на рыльце данного цветка. «Природа самым торжественным образом заявляет нам, что она испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению» (Дарвин, 1925—1928 : 254).

Способность к самоопылению у лесных древесных пород изучалась Сильвеном (Silven, 1908 г.), Колесниковым (1929 г.) и Бекетовским (1931 г.). Сильвен указал на возможность самоопыления у сосны и пихты и отрицал всякие признаки дегенерации у потомства, полученного путем самоопыления. В 1934 г. С. С. Пятницким были поставлены опыты по самоопылению у лиственниц, кленов и дубов.

В наши опыты были включены гибриды $П_1$ и $П_2$ и клен ясенелистный. Опыты на самоопыление преследовали не чистую автогамию (по P. Knuth), а собственно гейтоногамию. Для изучения собственно автогамии необходимо было бы применить изоляцию отдельных цветков, что практически почти неосуществимо.

ТАБЛИЦА 1

Сроки созревания рылец и длительность их жизнеспособности у гибридов и клена ясенелистного в 1953 г.

Гибриды	Дата опыления	Количество опыленных цветков	% сохранившихся плодов	Полнозернистость (в %)	Вес 100 семян (в г)
$П_2$	4 V	75	100	100	7.560
	5 V	105	100	100	6.880
	6 V	60	100	100	6.250
	7 V	60	100	100	6.050
Клен ясенелистный	5 V	93	96	96	4.880
	6 V	105	100	93	4.520
	7 V	84	100	91	4.080

Примечание. У клена ясенелистного несколько пакетов в опыте от 4 V было сорвано, поэтому данных за это число не приводится. При опылении рылец на 5-й день после изоляции соцветий почти все семена оказались пустыми.

Для выяснения возможности и эффективности гейтоногамии в сравнении с аллогамией нами изучались естественная и искусственная гейтоногамия у однодомных гибридов $П_1$ и $П_2$ и аллогамия у этих же гибридов и клена ясенелистного.

Опыты проводились с гибридами и контролем одновременно. В опытах по естественной и искусственной гейтоногамии перед цветением производилась групповая изоляция обоеполых цветков ветви. Таким образом, в одном изоляторе оказывалось несколько кистей с обоеполыми цветками.

В опытах по аллогамии (внутривидовое скрещивание) производилась групповая изоляция женских соцветий (в стадии «бутонов»). Когда рыльца были готовы к оплодотворению, на них обильно наносилась пыльца: в опытах по искусственной гейтоногамии — с цветков этой же ветви, тычинкой с раскрытым пыльником, а в опытах по аллогамии — с мужских экземпляров этого же вида, кисточкой. После опыления цветки вновь изолировались групповыми изоляторами. Соцветия в опытах по естественной гейтоногамии предоставлялись самим себе. У клена ясенелистного обоеполых цветков не имеется, поэтому гейтоногамия не изучалась.

Полученные данные представлены в табл. 2 и 3. На результатах опытов в 1952—1953 гг. отрицательно сказывалось чередование дней холодных и дождливых с днями резкого повышения температуры в период опыления и завязывания плодов. Отсутствие такого колебания температуры в 1954 г. привело к повышению процента завязывания и сохранности плодов у гибридов и у исходного вида.

Из табл. 2 видно, что аллогамия результативна как у клена ясенелистного, так и у его гибридов. Искусственная гейтоногамия у однодомных гибридов клена ясенелистного, в целом, так же результативна, как и аллогамия. Но, как правило, при аллогамии имеет место больший процент сохранности плодов, чем при гейтоногамии.

Результаты опытов по гейтоногамии показали, что у гибридов первого и второго поколений искусственная гейтоногамия значительно результативнее, чем естественная.

ТАБЛИЦА 2

Результаты различных способов опыления клена ясенелистного и его гибридов.

Гибриды	Естественная гейтоногамия			Искусственная гейтоногамия			Аллогамия		
	всего цветков	количество плодов	% сохранившихся плодов	всего опыленных цветков	количество плодов	% сохранившихся плодов	всего цветков	количество плодов	% сохранившихся плодов
1952 год									
$П_1$	215	212	98.6	—	—	—	119	118	99.1
$П_2$	215	171	79.5	—	—	—	170	164	96.4
Клен ясенелистный	—	—	—	—	—	—	45	44	97.7
1953 год									
$П_1$	34	15	44.1	221	219.5	99.3	316	310	98.3
$П_2$	37	16.5	44.6	—	—	—	123	110	90.0
Клен ясенелистный	—	—	—	—	—	—	656	619	94.4
1954 год									
$П_1$	171	153	90.0	45	45	100	227	209	92.0
$П_2$	95	87	92.0	92	76	83	147	147	100
Клен ясенелистный	—	—	—	—	—	—	177	160	90.0

Сравнение результатов гейтоногамии и аллогамии у второго поколения гибридов клена ясенелистного показало, что процент сохранности плодов при аллогамии превышает таковой при естественной и искусственной гейтоногамии. Следовательно, гибриды второго поколения показали себя более обязательными «аллогамистами» в узком смысле слова, и для их успешного плодоношения нужны групповые посадки.

Результаты различных способов опыления у клена ясенелистного и его гибридов можно объяснить, исходя из особенностей строения цветков. Так, у $П_2$ гибридов в некоторых пакетах были обоеполые цветки с тычинками несколько короче пестиков; пыльники у таких цветков не вскрывались, т. е. эти цветки были физиологически однополыми. У $П_1$ гибридов такого явления не замечено, следствием чего, по-видимому, и явился более высокий процент завязывания плодов при гейтоногамии (98.6%), чем у $П_2$ гибридов (79.5%).

ТАБЛИЦА 3

Сравнение результатов естественной гейтоногамии и партенокарпии

Гибриды	Процент сохранившихся плодов при партенокарпии	Процент сохранившихся плодов при естественной гейтоногамии	
		общий	партенокарпических
1952 год			
$П_1$	93.5	98.6	—
$П_2$	80.3	79.5	—
1953 год			
$П_1$	62.7	44.1	86.7
$П_2$	53.8	44.6	72.7
1954 год			
$П_1$	92.0	90.0	100.0
$П_2$	93.0	92.0	100.0

Из сравнения результатов естественной гейтоногамии и партенокарпии (табл. 3) видно, что высокий процент завязывания плодов при естественной гейтоногамии в 1952 и в 1954 гг. соответствует таковому при партенокарпии, а сравнительно небольшой процент завязывания плодов при естественной гейтоногамии в 1953 г. соответствует таковому при партенокарпии в том же году. Такая зависимость позволяет предположить, что при естественной гейтоногамии образование большинства плодов шло партенокарпическим путем. Это подтверждается и анализом семян (табл. 4), и наличием явления дихогамии. Следовательно, естественная гейтоногамия у обоеполых гибридов результативна в незначительной степени, так как большинство из сохранившихся плодов оказались партенокарпическими.

Апомиксис и партенокарпия у клена ясенелистного и его гибридов. Под апомиксисом в узком смысле слова понимается образование семян без оплодотворения. «Апомиксис можно определить (Винклер, 1908 г., 1934 г.) как замену полового воспроизведения (амфимиксиса) внеполовым процессом, при котором не происходит слияния ядер» (Магешвари, 1954 : 302). Апомиксис встречается в различных семействах у многих цветковых растений, особенно часто у розоцветных, сложноцветных и некоторых других.

Б. М. Козо-Полянский (1948 : 126) высказывал такое предположение: «. . . причины, приведшие к апомиксису разные, но есть и нечто общее: его „вынужденность“. Это — обходный путь на крайний случай, такой же или более крайний, как при автогамии, по Дарвину. Или остаться совсем без семян, или получить их, минуя аллогамию и даже минуя половой процесс совсем».

ТАБЛИЦА 4

Вес семян, полученных при различных способах опыления у клена ясенелистного и гибридов первого и второго поколений

Гибриды	1952 г.	1953 г.		1954 г.	
	вес одного семени (в г)	% пустых семян	вес одного семени (в г)	% пустых семян	вес одного семени (в г)
Естественная гейтоногамия					
П$_1$	0.042	86.7	0.021	100	0.036
П$_2$	0.042	72.7	0.027	100	0.040
Искусственная гейтоногамия					
П$_1$	—	13.0	0.059	93	0.037
П$_2$	—	—	—	72	0.034
Аллогамия					
П$_1$	0.052	2.2	0.058	12	0.054
П$_2$	0.047	13.4	0.057	18	0.062
Клен ясенелистный . .	0.049	13.3	0.041	18	0.043
Партенокарпия и апомиксис					
П$_1$	0.031	96.0	0.044	99	0.036
П$_2$	0.032	85.7	0.030	97	0.039
Клен ясенелистный . .	0.036	86.8	0.026	44	0.042

Примечание. У П$_1$ гибридов значительный вес одного семени в опытах на апомиксис и партенокарпию (0.044) объясняется утолщением стенок капсулы при партенокарпическом образовании плодов.

Партенокарпия заключается в образовании плодов без семян и представляет также довольно распространенное явление в различных семействах, например у рутовых, розоцветных, сложноцветных и пр. Партенокарпия — обычное явление и для древесных пород. Она особенно часто имеет место, когда опыление почему-либо затруднено.

Партенокарпия, по наблюдениям С. З. Курдиани (1934), отмечается у ив, осины, клена ясенелистного, липы, граба, ильмов.

У плодово-ягодных и некоторых других растений, где для хозяйственного использования служат плоды, партенокарпия иногда является хозяйственно-ценным признаком. Однако во многих других случаях партенокарпия является нежелательным признаком в культуре, так как бессемянные плоды непригодны для воспроизведения. Партенокарпия осложняет также скрещивание различных форм, затемняет результаты опытов по скрещиванию. Поэтому изучение партенокарпии является существенным моментом для успешной гибридизации.

Различают 2 типа партенокарпии: вегетативную, где бессемянные плоды образуются без всякого внешнего воздействия, и стимулятивную, где образование плодов вызывается раздражением рыльца чужеродной пыльцой или даже путем воздействия химических или механических раздражителей.

Небольшое количество пыльцы может попасть на рыльце пестика другого цветка и стимулировать образование лишь партенокарпических плодов без семян, т. е. не может привести к положительным результатам. «Количество пыльцевых зерен имеет важное значение не только для оплодотворения, но и для будущего потомства». (Бабаджанян, 1947 : 5). В этом нас убеждают и опыты по гейтоногамии и аллогамии, и результаты внутривидовых скрещиваний, так как под изоляторами иногда образовывались партенокарпические плоды, вероятно, потому, что на пестики этих цветков наносилось недостаточное количество пыльцы.

Опыты по выявлению возможностей апомиксиса и партенокарпии проводились нами у П$_1$ и П$_2$ гибридов и у клена ясенелистного. В этих опытах женские соцветия в стадии едва заметных «бутонов» помещались под групповые изоляторы. Возможность опыления была исключена.

Результаты опытов по партенокарпии показали, что она в наибольшей степени выражена у гибридов П$_1$ и у клена ясенелистного. Процент сохранности плодов в опытах по партенокарпии и апомиксису у клена ясенелистного и гибридов первого поколения

был почти одинаков, но колебался по годам: если в 1952 и 1954 гг. этот процент был наибольшим (91—94), то в 1953 г. он значительно снизился (63%).

У второго поколения гибридов, как и в случае гейтоногамии и аллогамии, обнаружилось отличие от П$_1$ гибридов и клена ясенелистного, так как процент сохранившихся плодов у них оказался значительно ниже (в 1952 г.—80, в 1953 г.—54%).

Из сравнения результатов опытов по изучению экологии цветения ясеней видно, что гибриды П$_2$ ведут себя несколько иначе, чем гибриды П$_1$ и клен ясенелистный. Это можно объяснить их молодым возрастом и расшатанной наследственностью.

Проверка клена ясенелистного и его гибридов на партенокарпию показала, что наряду с ней возможно явление апомиксиса. При анализе плодов оказалось, что большинство их не содержит семян. Но небольшое количество плодов апомиктного происхождения имело семена с зародышами (табл. 4). Следовательно, наряду с партенокарпическими плодами отмечено образование апомиктных плодов. Наличие партенокарпических плодов заставляет очень осторожно подходить к оценке результатов различных опытов по опылению на основании процента сохранности плодов.

Характеристика семян. Вес семян, полученных от различных способов опыления и от опытов по апомиксису и партенокарпии у клена ясенелистного и его гибридов, указывается в табл. 4. Из этой таблицы видно, что за все три года опытов семена, полученные партенокарпическим и апомиктным путем у клена ясенелистного и его гибридов, имели меньший вес, чем семена, полученные от опытов по гейтоногамии и, особенно, от аллогамного оплодотворения.

Наибольший вес семени оказался у гибридов в опытах по аллогамии; наименьший — у них же в опытах по естественной гейтоногамии и партенокарпии. Следовательно, у гибридов аллогамия более результативна по качеству семян, чем у клена ясенелистного. Гибриды более отзывчивы на внутривидовое перекрестное опыление.

Литература

Бабаджанян Г. А. (1947). Избирательная способность оплодотворения сельскохозяйственных растений. — Бескаравайная М. А. (1958). Гибриды клена ясенелистного. Лесн. хоз., 9. — Дарвин Ч. (1925—1928). Полное собрание сочинений Чарлза Дарвина. Под ред. проф. М. А. Мензбира, VI—VII. — Кернер фон-Марилаун А. (1903). Жизнь растений. II. История растений. — Козо-Полянский Б. М. (1948). О филогенетическом значении апомиксиса (по поводу работ С. С. Хохлова). Бот. журн., 1. — Курдиани С. З. (1934). Дендрология. — Лысенко Т. Д. (1952). Агробиология. Работы по вопросам генетики, селекции и семеноводства. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Поляков И. М. (1950). Проблема оплодотворения растений в ее историческом развитии. — Пятницкий С. С. (1934). Опыты самоопыления у *Larix*, *Acer* и *Quercus*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Эксперимент. бот., I.

Никитский ботанический сад, Ялта.

(Получено 9 II 1960).

Г. Э. Куренцова и М. А. Скрипка

О ДИНАМИКЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ПРИХАНКАЙСКОЙ РАВНИНЫ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ ЕЕ ВОДНОГО РЕЖИМА

С 1 рисунком

Бо́льшая часть Приханкайской равнины еще в среднечетвертичное время была покрыта водой, о чем свидетельствуют как палеографические материалы (Никольская, 1952), так и разбросанные по равнине, особенно в ее восточной части, довольно многочисленные замкнутые водоемы и заболоченные участки.

С сокращением зеркала озера происходило постепенное осушение территории и в сукцессионных процессах почв и растительности преобладала ксерофилизация. Почвы изменялись от болотных глеево-торфянистых к темноцветным луговым (Ливеровский и Рубцова, 1956; Ярошенко, 1956); растительный покров проходил стадии тра-

вяных болот, мокрых и умеренно-влажных вейниковых и разнотравно-вейниковых лугов, сухих разнотравно-полевицевых и остепненных разнотравно-арундинелловых лугов. Одной из позднейших стойких стадий общей смены травянистых формаций равнины являются разнотравно-келериево-арундинелловые группировки. Ряд исследователей справедливо относит их к степному типу растительности.

В настоящее время на Приханкайской равнине выражены все указанные разности почв и растительных сообществ, но территории, еще не так давно занятые остепненными лугами, почти полностью распаханы. Особенностью растительного покрова Приханкайской равнины является мозаичное распределение составляющих его ассоциаций; обычны переходные, смешанные фитоценозы, что объясняется пестротой и неоднородностью эдафических и гидрологических условий.

Вопрос — продолжается ли осушение Приханкайской равнины и в наши дни и как оно отражается на растительном покрове — представляет большой интерес как с теоретической стороны, так и для практики сельского хозяйства. Ответ на него может дать сопоставление фактических данных о состоянии почв и растительности этой территории за определенные отрезки времени.

Мы располагаем данными об изменении за 20-летний срок растительного покрова сравнительно небольшого участка восточной части Приханкайской равнины, расположенного к северу от р. Сантахезы, между ее руслом и южным берегом оз. Лебединого (см. рисунок). М. А. Скрипка составила геоботаническую карту этой территории в 1936 г.; Г. Э. Куренцова проделала такую же работу в 1955 г., т. е. 19 лет спустя. Использованы также литературные источники, материалы Отдела землеустройства по осушению и показания местных жителей.

По описаниям Н. М. Пржевальского, сделанным в 1867—1869 гг., в половине прошлого столетия южный и восточный берега оз. Ханка и долина р. Сунгачи «состояли из сплошных болот», на западной же стороне «они переходят в холмистую степь» (Пржевальский, 1947 : 62). Материалы других исследователей, как современников Н. М. Пржевальского, так и более поздних, и рассказы местных жителей-старожилов свидетельствуют о том же.

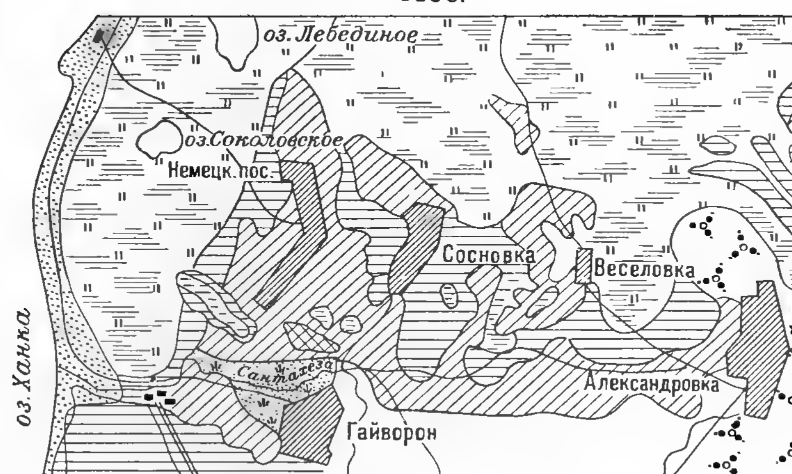
В 1936 г. в пределах рассматриваемого нами участка равнины господствовала болотная растительность: она занимала в общей сложности более 40% площади. Как показано на прилагаемой карте-схеме, она лишь немного не доходила до окрестностей сел Александровка и Сосновка, западнее Опытной рисовой станции, спускалась широкой полосой вдоль берега озера почти до русла р. Сантахезы. Вейниковые луга представляли тогда относительно небольшие по площади разобщенные массивы. Пространства между с. Сосновкой и урочищем Немецкий поселок, а также между Сосновкой и Александровкой покрывали сухие остепненные луга и луговые степи с преобладанием разнотравно-арундинелловых группировок; мы описывали их также в 1950 г. (Куренцова, 1952).

Обследование 1955 г. показало, что за прошедший промежуток времени произошли значительные изменения в конфигурации массивов всех типов растительного покрова. Болота сильно сократились, распространение их приняло в основном островной характер, полоса их вблизи озера сузилась и оканчивается далеко не доходя до Сантахезы. Прежние заболоченные пространства заняты теперь вейниковыми лугами. Последние расширились и северо-западнее Александровки за счет сокращения болот.

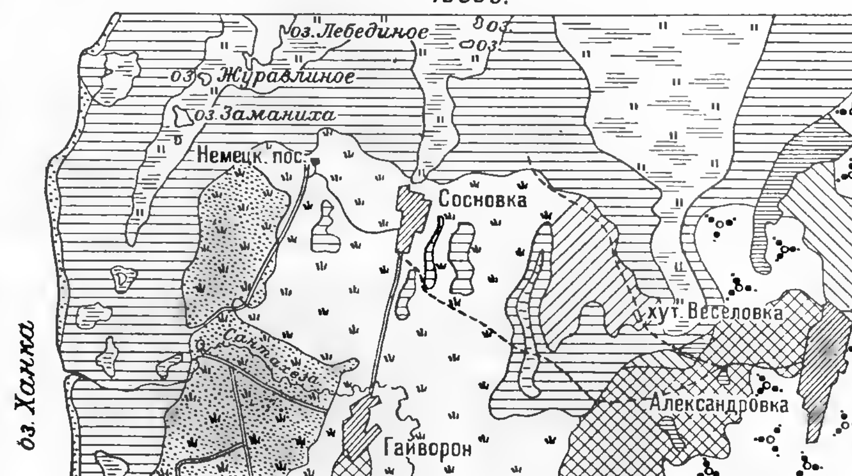
Произошел ли сдвиг границ вейниковых лугов за счет увеличения площадей, занятых суходольными лугами, судить трудно, так как бо́льшая часть последних, а также и переходных умеренно увлажненных разнотравно-злаковых лугов сейчас уничтожена распашкой, что также отражено на прилагаемой карте-схеме. Но можно думать, что в первую очередь распахивались непереувлажненные массивы, покрытые суходольными лугами. По сообщению некоторых местных жителей, например агронома колхоза им. Ленина Чкаловского района (с. Александровка) Н. Н. Ефиценко, еще 10—15 лет назад места, где сейчас еще сохранились от распашки сухие луга, были покрыты мокрыми лугами.

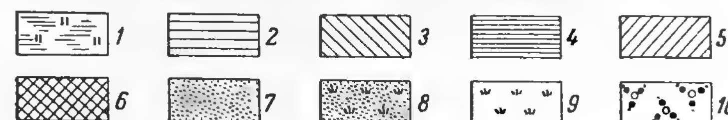
Приведенные данные указывают, что за прошедшие 20 лет ксерофилизация растительности восточной части Приханкайской равнины значительно продвинулась. Объяснить это влиянием погодных условий тех лет, когда производились наблюдения, вряд ли возможно, они не смогли бы вызвать такой быстрой и резкой смены растительности. К тому же ни 1936, ни 1955 гг. не выделялись по своим погодным условиям. Ксерофилизация связана с общим осушением равнины, обусловленным отчасти сокращением озера, главным же образом деятельностью человека. В последние десятилетия особенно интенсивно производились мелиоративные работы. Бо́льшая часть непереувлажненных земель распахана, чуть ли не четвертая часть обследованной территории испещрена водоотводными канавами; только на землепользовании одного колхоза им. Ленина Чкаловского района осушено около 1000 гектаров болот. Эти мероприятия, а также вырубание лесов и освоение целины влекут за собой изменение водного режима почвы и смену растительности. Человек за несколько лет внес такие изменения, на осуществление которых естественным путем потребовались бы века. В данном случае его деятельность не направила естественный процесс в другую сторону, а ускорила его. Это подтверждается тем, что на протяжении всего исторического периода проис-

1936 г.



1955 г.





Изменения растительности в восточной части Приханкайской озерной равнины на участке Александровка—Сантахеза за время с 1936 по 1955 г. (1936 г. — по материалам М. А. Скрипка; 1955 г. — по материалам Г. Э. Куренцовой).

1 — осоково-тростниковые болота; *2* — вейниковые мокрые луга местами с участками травяных болот; *3* — пашни на месте осушенных вейниковых лугов; *4* — разнотравно-вейниковые сырые луга; *5* — разнотравно-арундинелловые остепненные луга и луговые степи; *6* — пашни на месте разнотравно-арундинелловых остепненных лугов и луговых степей; *7* — песчаные отложения на берегу озера, заросшие ивами; *8* — рисовые поля с участками других пахотных угодий; *9* — комплекс освоенных земель, разнотравно-арундинелловых остепненных и влажных разнотравно-вейниковых лугов; *10* — порослевые заросли древесно-кустарниковых пород и пашни на месте их.

ходило медленное, но последовательное сокращение озера, осушение равнины. Обратный процесс наблюдается лишь в некоторых частных случаях в связи с местными изменениями микрорельефа и водного режима (образование небольших замкнутых водоемов, изменение русла и т. п.). Известны факты колебания размеров и уровня озера, например в 30-х годах этого столетия уровень озера был более чем на 1 м выше уровня, наблюдавшегося в середине двадцатых годов, но снова понизился к 50-м годам. В целом же, если судить по очертанию береговой линии, расположению террас и песчаных отложений, вода значительно отступила, и в настоящее время обнажена значительная площадь бывшего дна озера.

Независимо от того, продолжается ли вековой процесс отступания оз. Ханки или заболоченные части его равнины будут осушены волей человека, очень важно выяснить, как в настоящее время осушение сказывается на растительном покрове, в каком направлении идет его эволюция и соответствует ли его новое состояние требованиям народного хозяйства. Постараемся выяснить, как протекают смены одних растительных сообществ другими при уменьшении увлажнения почвы.

Зарастание небольших замкнутых водоемов начинается обычно с появления колоний водных растений. На местах глубиной до 1.5—2 м развиваются ассоциации *Nelumbium nuciferum* и *Euryale ferox*. Они покрывают своими огромными листьями почти всю поверхность. Местами группируются колонии кувшинок (*Nymphaea tetragona*, *Nuphar pumilum*), водяного ореха (*Trapa* spp.), болотоцветника (*Nymphoides peltatum*) и многих других. С уменьшением глубины водоема эти группировки заменяются зарослями крупных трав, стебли и листья которых в значительной степени погружены в воду. К ним относится: *Scirpus wichurae*, *S. lacustris*, *S. thabernaemontani*, *Phragmites communis*, *Zizania latifolia*; где мельче, селятся *Typha orientalis*, *T. latifolia*, *Eguisetum limosum* и многие другие травы. В условиях мелководья господствуют осоки *Carex vesicaria*, *C. kirganica*, а также *Scirpus mucronatus* и *Sagittaria trifolia*, обычны *Alisma orientalis*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Comarum palustre*. Из злаков, помимо зизании и тростника, здесь растут виды *Glyceria*, которые местами дают аспект.

По мере обмеления водоема и накопления торфа постепенно развиваются осоковые и моховые болота. При образовании осоковых болот на первом этапе их развития первым поселенцем и доминантом ассоциаций обычно является *Carex lasiocarpa*. Она развивается на участках с торфяно-глеевыми почвами и слабо выраженным микрорельефом. Вода покрывает поверхность почвы на 25—30 см в продолжение всего вегетационного периода. Травостой бывает до 50—60 см высотой. *C. lasiocarpa* образует фон своей изумрудной зеленью. Остальные компоненты встречаются рассеянно, это *Monochoria korsakovii*, *Aneilema keisak*, *Equisetum limosum*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Iris laevigata*, *Menyanthes trifoliata*, *Stachys baicalensis*, *Eriophorum angustifolium* и некоторые другие.

Позже в эту ассоциацию проникает *Carex meyeriana*, микрорельеф становится более резко выраженным из-за многочисленных кочек до 25 см высотой. Высота травостоя в среднем 50—60 см, но некоторые виды, как например кровохлебка (*Sanguisorba parviflora*), достигают более 100 см. Основным растением является *C. meyeriana* с примесью *C. lasiocarpa*, хвоща (*Equisetum limosum*) и некоторых видов влаголюбивого разнотравья: *Monochoria korsakovii*, *Aneilema keisak*, *Triadenum asiaticum*, *Iris laevigata*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Stachys baicalensis*, *Lycopus maackianus*, *Comarum palustre*, *Cicuta virosa*, *Sium cicutifolium* и некоторые другие. Фон определяют осоки, разнотравье группируется преимущественно на кочках.

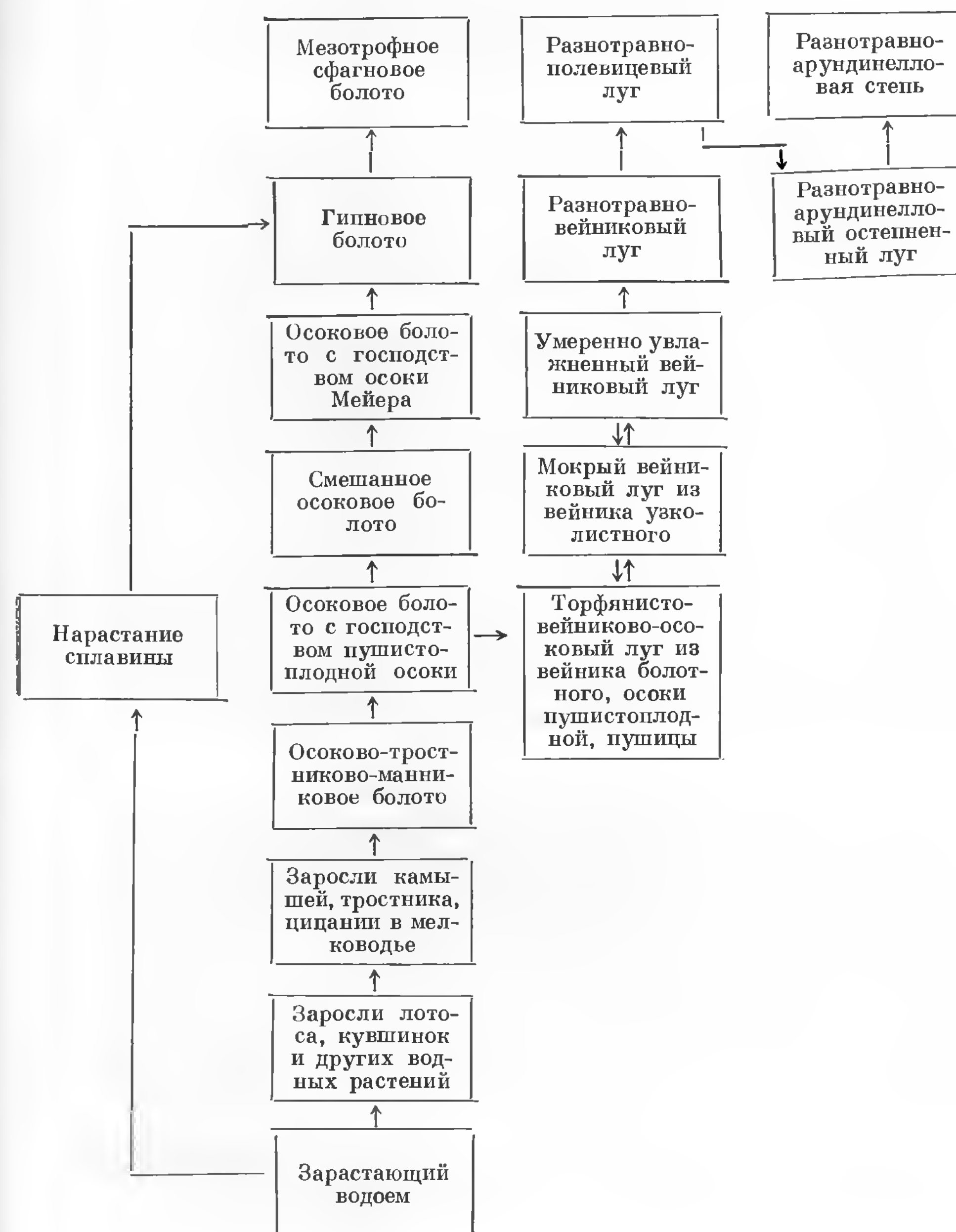
Моховые болота развиваются на участках, где условия благоприятствуют образованию торфа. Они занимают обычно блюдцеобразные микроуглубления рельефа, лишенные стока. Почвы здесь глеево-торфянистые и торфянистые. Вода держится на поверхности слоем до 2—5 см, при ходьбе 10—20 см. Микрорельеф выражен ясно, кочки высотой 15—17 см покрывает бóльшую часть поверхности. Мхи появляются вначале небольшими куртинками на осоковых кочках; они угнетают осоки, последние постепенно отмирают и осоковое болото переходит в моховое. Основным ценозообразователем является *Drepanocladus aduncus*, в виде примеси — *Dr. vernicosus*, *Meesea triquetra*, *Campylium polygonatum*. Из прежних компонентов сохраняются *Carex lasiocarpa*, *C. meyeriana*, *C. limosa*, *C. pseudo-curaica*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum limosum*. Из кустарничков обычна ива (*Salix myrtilloides*), реже встречается болотный вереск (*Chamaedaphne calyculata*). Заключительной стадией зарастания водоемов местами является сфагновое болото; иногда же гипновое болото развивается непосредственно после нарастания сплавин, минуя описанные стадии осоковых болот (см. схему на стр. 1181).

Такова одна линия развития и смен растительных формаций на Приханкайской равнине при зарастании водоемов. Она связана с накоплением торфа, чему способствует избыток влаги.

Вторая линия развития (см. схему на стр. 1181) начинается после стадии образования осокового болота с господством *Carex lasiocarpa*. При условиях, неблагоприятных для торфонакопления, что зависит главным образом от уменьшения влажности, происходит смена болотной растительности луговой. В таких случаях в ассоциацию вклиниваются вейники: вначале болотный (*Calamagrostis neglecta*), затем узколистный (*C. angusti-*

Смены болотно-луговой растительности в восточной части Приханкайской озерной равнины

(составили Г. Э. Куренцова и М. А. Скрипка, 1956)



folia) и Лангсдорфа (*C. langsdorffii*). Дальнейшая динамика всецело зависит от состояния водного режима. При медленном осушении территории, связанным с процессом уменьшения Ханки, вейниковые мокрые луга постепенно сменяются умеренно-влажными разнотравно-вейниковыми, а затем сухими разнотравно-полевицевыми и остепненными разнотравно-арундинелловыми. Следующей стадией сукцессионных смен травянистой растительности на Приханкайской равнине является разнотравно-арундинелло-келериевая ассоциация, относящаяся уже к степному типу растительности. Поскольку в последнее время в литературе имеются довольно подробные описания указанных

группировок (Куренцова, 1952, 1955; Ярошенко, 1956), мы не будем останавливаться здесь на их характеристике; отметим только, что им сопутствуют темноцветные луговые почвы (Ливеровский и Рубцова, 1956; Ярошенко, 1956).

Как показали наши визуальные наблюдения, не подкрепленные пока цифровыми материалами, в степные и остепненные фитоценозы постепенно проникают кустарники и древесные породы. Из первых пионерами являются лещина разнолистная и леспедеца двуцветная, а из вторых — дуб монгольский, береза даурская, ильм долинный. С их внедрением начинается новый этап в жизни растительного покрова, который можно называть лесостепным.

Если происходит быстрое изменение водного режима равнины вследствие устройства осушительных канав, вейник, не получая достаточно влаги, выпадает, но заменяется не полевицей или арундинеллой, а грубостебельным разнотравьем: полынями, верониками, патринией и другими. Подобные смены приходится наблюдать во многих местах, где произведено чрезмерное осушение заболоченных лугов.

Так, в общих чертах происходит смена растительных сообществ на Приханкайской озерной равнине в связи с ее осушением. Зарастание водоемов протекает обычно циклически: от периферии к центру, смены же болотных и луговых формаций никогда не идут широким фронтом. На первом этапе образуется мозаичный комплекс формаций. Происходит это потому, что поверхность болота или луга никогда не бывает идеально ровной, а гидрологические условия однородными. В первую очередь обсыхают повышенные участочки, и растущие на них влаголюбивые растения постепенно ослабевают. Это создает возможность поселения более сухолюбивых растений. Так, например, с ослаблением вейника Лангсдорфа в его формацию проникают полевица Триниуса, арундинелла и засухоустойчивое разнотравье. Изреживание вейника и ослабление его дернины способствуют дальнейшему высыханию территории, а следовательно и расширению позиций мезо-ксерофитов и ксерофитов. Вслед за изменением растительности изменяются и почвы.

Исследование естественного хода смен растительных формаций в зависимости от гидрологических условий имеет очень большое значение для сельского хозяйства описываемой части Приморья. Применением различных мероприятий можно ускорять те природные процессы, которые полезны для человека и, наоборот, приостанавливать нежелательные. Так, осушение болот и мокрых лугов необходимо форсировать, чтобы занимаемые ими плодородные земли превращать в сенокосы, пастбища и поля. Но прогрессирующего иссушения суходольных лугов и степей, а также и распаханных массивов следует опасаться и местами предотвращать его. Для этого необходимо устройство двусторонней осушительно-оросительной системы, что позволит в засушливые периоды снабжать поля и сенокосы необходимой влагой.

Литература

Куревцова Г. Э. (1952). Разнотравно-арундинелловые луга восточной части Приханкайской равнины. Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР, 2. — Куренцова Г. Э. (1952). Луга восточной части Приханкайской равнины и их хозяйственное значение. Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. растениев., 1. — Куренцова Г. Э. (1955). К вопросу происхождения растительности Приханкайской равнины Приморского края. Бот. журн., 2. — Ливеровский Ю. А. и Л. П. Рубцова. (1956). Почвы Зейско-Буреинской равнины и проблема их генезиса. Почвовед., 5. — Никольская В. В. (1952). Некоторые данные по палеонтологии озера Ханка. Матер. по геоморф. и палеогеограф. СССР. Тр. инст. географ. АН СССР, 50, 6. — Пржевальский Н. М. (1947). Путешествие в Уссурийском крае 1867—1869 гг. — Шишкин И. К. (1927). Типы лугов Приханкайского района. Производ. силы Дальн. Вост., 2. — Ярошенко П. Д. (1956). К вопросу о генезисе растительности и почв Приханкайской равнины. Вопр. сельск. и лесн. хоз. Дальн. Вост., 1.

Дальневосточный филиал
Академии наук СССР,
Владивосток.

(Получено 19 III 1957).

З. В. Карамышева

О ПЕТРО-ЛИТОГЕННОЙ КОМПЛЕКСНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА КАМЕНИСТЫХ СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНО-КАЗАХСТАНСКОГО МЕЛКОСОПОЧНИКА [1]

С 1 рисунком

При исследовании растительности каменистых степей в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике было обнаружено очень оригинальное явление комплексности растительного покрова, еще мало изученное и слабо описанное в геоботанической литературе. Своеобразие причин, обусловливающее возникновение этих комплексов в условиях близкого к поверхности залегания плиты коренной породы, а также некоторые специфические черты формирования и развития — все это позволяет рассматривать их как особую форму проявления комплексности. Мы назвали эти комплексы петро-литогенными.

В геоботанической литературе имеются указания на возникновение неоднородности растительного покрова под влиянием литологических факторов (Ниценко, 1951; Викторов, 1955; Востокова, 1956; Соколов и Котин, 1960), причем отмечаются 3 основные причины, вызывающие это явление.

Так, Е. И. Востокова (1956) в пустынях и сухих степях Актюбинского Приуралья описала комплексы белополынно-тырсиковых (Stipa sareptana+Artemisia incana) степей и чернополынных степей (с *Artemisis pauciflora*), чернополынных с *Elymus lanuginlosus*, чернополынных с *Anabasia salsa* сообществ. Этот комплекс распространен на плоской равнине; формирование его автор связывает с чередованием на небольшом протяжении пятен литологически различающихся пород — песчаников, содержащих фосфориты, с которыми связаны пустынно-степные сообщества, и гипсоносных глин с полукустарничковой растительностью солонцов.

Еще ранее А. А. Ниценко (1951) описал на гранитных скалах Ленинградской области явление комплексности, которое вызывается совершенно иными причинами, а именно пятнистостью в распределении экологически разнородных местообитаний на плите коренной породы, подвергающейся выветриванию и эрозии. Растительность скал, представленную пестрым ковром фрагментов сообществ соснового леса и беспорядочно разбросанных пятен несформировавшихся группировок из мхов и лишайников, А. А. Ниценко называет скальным комплексом. Возникновение этого комплекса связывается автором с процессом развития растительности на обнаженияx скал.

И наконец, в недавно опубликованной статье почвоведов А. А. Соколова и Н. И. Котина (1960) для территории юго-восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника в пределах пустынно-степной подзоны отмечены почвенные комплексы, образовавшиеся в очень специфических условиях. На участках, где наблюдается комплексный почвенный покров, почво-грунты имеют двучленное (в горизонтальном направлении) строение: почвенный покров формируется на суглинках (щебнистых и галечниковых) различной мощности, подстилаемых толщей галечниковых и щебнистых отложений. В тех местах, где мощность верхнего мелкоземистого слоя больше (до 70 см), создаются условия для смыкания грунтовых вод (через капиллярную кайму) с почвенной влагой, поступающей за счет атмосферных осадков. В результате создается постоянная фильтрация солей из нижних горизонтов, засоление почв и образование солонцов-солончаков с соответствующей растительностью. В местах с более мелким слоем мелкозема почвенные процессы протекают по типу зональных степных почв, так как грунтовые воды не имеют доступа к верхним слоям почвы. Так, в условиях двучленного комплексного строения почво-грунтов и близкого к поверхности залегания грунтовых вод создается комплексность, которую авторы называют литогенной.

Как видно из краткого обзора, все отмеченные явления комплексности вызываются различными причинами, имеют свой особый путь формирования и развития и, вероятно, в названиях необходимо подчеркнуть специфику каждого типа комплекса.[2]

---

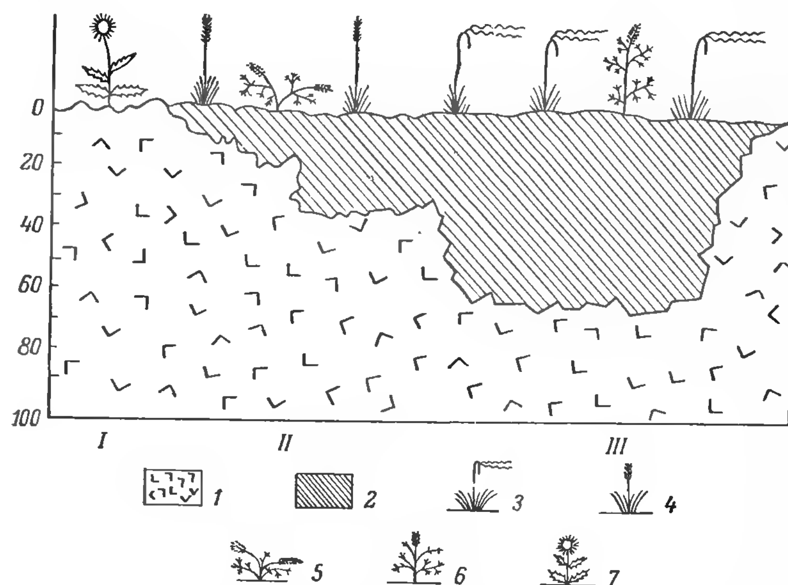
[1] Статья написана по материалам, собранным во время работы в Казахстанской биокомплексной экспедиции Ботанического и Зоологического институтов АН СССР в течение 1957—1958 гг. на сухостепном стационаре АН СССР, расположенном в среднем течении реки Терс-Аккан Целинного края.

[2] По существу, явление неоднородности растительного покрова, которое описано Е. И. Востоковой, должно быть отнесено не к категории комплексов, а к сочетаниям растительных сообществ, так как эти сообщества располагаются на различных по своему генезису поверхностях. Этот признак (генетическое единство поверхности), который указан Е. И. Рачковской (рукопись) как одно из главных оснований для разграничения

Чтобы отличить комплексы, формирующиеся на твердых породах в условиях близкого к поверхности залегания каменной плиты и отсутствия влияния грунтовых вод, мы используем термин петро-литогенная комплексность. К этой категории литогенных комплексов должен быть отнесен и скальный комплекс Ниценко.

На территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника, где проводились наши исследования, петро-литогенная комплексность имеет широкое распространение и является характерной особенностью растительности каменистых степей.

Центрально-Казахстанский мелкосопочник, где были встречены петро-литогенные комплексы, является древней, возвышенной, а в настоящее время очень разрушенной и снивелированной страной, сложенной палеозойскими породами. Начиная с палеозоя, мелкосопочник развивается в условиях континентального существования, и рельеф его, особенно в краевых участках, формируется под постоянным воздействием процессов эрозии и денудации (Сваричевская, 1958). Эти процессы способствуют перестройке рельефа и вызывают большую неустойчивость местообитаний и почвенно-растительного покрова.



Схематическое изображение поперечного разреза верхнего мелкоземистого слоя элювиально-делювиальных отложений и плиты коренной породы на средней части склона юго-западной экспозиции в мелкосопочнике, сложенном окремнелыми известняками и мергелями (горы Байжанжал, Целинный край).

I — разреженные несформировавшиеся группировки из кальцефитно-петрофитных видов (Scabiosa isetensis, Limonium chrysocomum); *II* — ломкоколосниково-шренкиановополынное сообщество (Artemisia schrenkiana + Psathyrostachys juncea); *III* — сублессингиановополынно-тырсиковое сообщество (Stipa sareptana + Artemisia sublessingiana). *1* — плита коренной породы; *2* — слой мелкозема; *3* — *Stipa sareptana*, *4* — *Psathyrostachys juncea;* *5* — *Artemisia schrenkiana;* *6* — *A. sublessingiana;* *7* — *Scabiosa isetensis.*

На различных участках одного и того же склона действие эрозии проявляется по-разному: на одних участках происходит снос мелкозема и все время обнажается коренная порода, незатронутая биогенными процессами, на других участках этот мелкозем откладывается, накопляется и заселяется растительностью. Поэтому даже на небольших склонах (30—40 м), в связи с различной мощностью скопившегося мелкозема, возникают крайне разнообразные, хаотически чередующиеся местообитания и создаются условия для неоднородности, пятнистости растительного покрова, что показано на нашем рисунке. В связи с непрерывным действием эрозии соотношение площадей между различными пятнами постоянно меняется и создается очень своеобразный и чрезвычайно подвижный (лабильный, по Цинзерлингу, 1938) петро-литогенный комплекс.

комплексов от сочетаний, часто не учитывается. В случае, описанном почвоведами, воздействие неоднородности литологического состава сказывается на растительности через различие гидрологического режима почв.

В качестве примера опишем комплекс, формирующийся на склонах сопок, сложенных окремнелыми известняками и мергелями в горах Байжанжал (Целинный край). Известняковые сопки невысоки (относительное превышение 15—20 м), с плоскими куполообразными вершинами, где обнажаются коренные породы, сильно эродированные. На склонах южной экспозиции также наблюдаются обнажения пород в виде рухляковистых россыпей. Склоны сопок переходят в плоские засоленные шлейфы и неширокие полосы равнин, сложенных делювиально-пролювиальными отложениями.

На рухляковистых россыпях (в верхних частях склонов) произрастают единичные экземпляры кальцефильно-петрофильных видов (*Scabiosa isetensis*, *Limonium chrysocomum*, *Anabasis salsa*), а также разреженные несформировавшиеся группировки из *Atriplex cana*, *Anabasis salsa*. Поселение этих растений на известняках и мергелях означает первую стадию преобразования элювиально-делювиальных отложений этих пород под влиянием растительности. На участках породы, в большей степени затронутых процессами выветривания и выщелачивания, там, где мощность мелкозема достигает 25—30 см, растет *Psathyrostachys juncea*, а затем поселяется *Artemisia schrenkiana*, они образуют ломкоколосниково-шренкиановополынные пятна, формирующиеся здесь на корковых солонцах. В местах, где мелкозем скопляется в еще большем количестве и где он еще более выщелочен, появляется *Artemisia sublessingiana*, а затем внедряются и плотнодерновинные злаки *Festuca sulcata* и *Stipa sareptana*. Под сообществом с господством *S. sareptana* развиваются каштановые щебнистые солонцеватые почвы мощностью 60 см. Сублессингиановополынные, сублессингиановополынно-типчаковые, сублессингиановополынно-типчаково-тырсиковые пятна, так же как и ломкоколосниково-шренкиановополынные бывают разбросаны по склону сопок в известном беспорядке, однако наблюдается тяготение сообществ, приуроченных к более мощным и мелкоземистым почвам, к нижним частям склонов, что связано со сносом мелкозема с вершин к подножью склона.

Как было сказано выше, описываемый комплекс отличается большой подвижностью, лабильностью, проявляющейся в многочленности компонентов комплекса, наличием большого числа неустановившихся по видовому составу переходных сообществ. Соотношение площадей все время меняется в сторону увеличения сообществ более сформировавшихся, но действие эрозии как бы обновляет поверхность и вовлекает все новые и новые участки породы в сукцессионные смены растительности.

На пологих шлейфах тех же сопок, где процессы эрозии несколько ослабевают, формируется относительно более устойчивый комплекс сублессингиановополынно-тырсиковых (Stipa sareptana+Artemisia sublessingiana), сублессингиановополынно-типчаковых (Festuca sulcata+Artemisia sublessingiana) степных сообществ, комплексирующихся с сообществами ломкоколосниково-шренкиановополынных (Artemisia schrenkiana+Psathyrostachys juncea) и грудницево-типчаковых ассоциаций на солонцах. Этот комплекс включает в себя значительно меньшее число компонентов, причем сообщества, входящие в него характеризуются более оформившимся видовым составом и более четко ограничены друг от друга в пространстве. Этот комплекс можно рассматривать как коренной, так называемый заключительный (климакс-тип), являющийся последним этапом развития растительности на территории, сложенной окремнелыми известняками и мергелями. Все ассоциации, входящие в описанный выше лабильный комплекс на склонах сопок, являются лишь последовательными, сукцессионно связанными стадиями формирования этого коренного комплекса.

Подытоживая все сказанное, можно еще раз подчеркнуть, что понятие петро-литогенная комплексность относится нами к таким явлениям неоднородности почвенно-растительного покрова, которые вызываются неодинаковой глубиной залегания плиты коренной породы и мощностью мелкозема, в различной степени затронутого почвообразовательным процессом. Основная роль в формировании и развитии этих комплексов принадлежит физическим и химическим процессам выветривания и биологическим процессам преобразования продуктов выветривания. И именно эти факторы, по-разному воздействуя на литологически однородную территорию, вызывают формирование комплексности почвенно-растительного покрова.

Петро-литогенные комплексы, описанные нами как специфичные для сопок, сложенных окремнелыми известняками и мергелями в подзоне сухих степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника, могут служить индикаторами этих самых пород — мергелей и известняков.

Литература

Викторов С. В. (1955). Использование геоботанического метода при геологических и гидрологических изысканиях. — Востокова Е. И. (1956). О влиянии литологических условий на комплексность растительного покрова в полупустыне. Бюлл. МОИП, Отд. биолог., I. — Ниценко А. А. (1951). О процессах развития растительности на обнажениях скал. Уч. зап. ЛГУ, 143, сер. биолог., 30. — Сваричевская З. А. (1958). Древний пенеплен Центрального Казахстана и основные

этапы его преобразования. Диссерт. на соиск. уч. степ. докт. геогр. наук ЛГУ. — Соколов А. А. и Н. И. Котин. (1960). О литогенных почвенных комплексах юго-восточной части Казахского мелкосопочника. Почвовед., 10. — Цинзерлинг Ю. Д. (1938). Растительность болот. В кн.: Растительность СССР, I.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 II 1961).

З. М. Науменко

К ВОПРОСУ О ГЕОБОТАНИЧЕСКОМ РАЙОНИРОВАНИИ САХАЛИНА

С 2 рисунками

Изучение некоторых вопросов геоботанического районирования о. Сахалина находит отражение в работах Ф. Б. Шмидта (1868 г.), М. Е. Семягина (1911), Н. Н. Тихоновича и П. И. Полевого (1915), Кудо (Kudo, 1928). Такахаши (Takahashi, 1937), Н. Е. Кабанова (1940) и других авторов. Это были первые попытки, освещавшие в основном частные положения территориального распределения растительности острова. Наиболее дифференцированно и обстоятельно исследовано распространение растительного покрова по территории Сахалина в работах Н. Е. Кабанова (1950) и А. И. Толмачева (1955). Толмачев, кроме этого, подробно описал закономерности распространения отдельных систематических групп и дал оценку растительности в народнохозяйственном аспекте. Вопросы геоботанического расчленения территории острова в более общем и укрупненном плане рассматриваются также в монографии «Геоботаническое районирование СССР» (Лавренко, 1947). Толмачев и Кабанов дали принципиально правильные построения, использовав для этого современные флористические, экологические, исторические и хозяйственные сведения, а также положительные стороны концепций других авторов. Обе схемы геоботанического районирования могут быть использованы и успешно используются для дальнейшего изучения растительного покрова, его преобразования и дают достаточно определенное представление о природных возможностях выделенных районов в увязке с разнообразной хозяйственной деятельностью. Однако они и не лишены некоторых недостатков. Слабой стороной районирования, намеченного Кабановым, по мнению Толмачева, является отсутствие объединения ботанических районов в подразделения высшего порядка, хотя, на наш взгляд, подобное сгруппирование достигается за счет совпадения 1—6 районов Кабанова с территорией Сахалинского округа, 8—10 районов — с территорией Северо-сахалинского округа по разделению, принятому в «Геоботаническом районировании СССР», на что, между прочим, указывает и сам Толмачев. Недостатки обеих отмеченных схем, снижающие их прикладное значение, мы усматриваем в условности границ, в излишней крупности и, следовательно, геоботанической неоднородности отдельных районов, а иногда в слабой увязке распространения растительного покрова с изменениями климатических условий. Отмеченные недостатки, по-видимому, вытекают прежде всего из некоторой неполноты сведений о растительном покрове, флоре и климате, использованных авторами для ботанической дифференциации территории острова, и характеризующих отмеченные факторы прежде всего со стороны количественных соотношений. Достаточно сказать, что ко времени составления Толмачевым его схемы (1955 г.) лесная растительность острова была изучена в результате лесоустроительных работ с достаточной степенью точности, требующейся для установления ботанико-географических подразделений, но не более чем на 50% территории острова. Кабановым использовались еще менее достоверные материалы рекогносцировочных обследований и аэровизуальных наблюдений и лишь в незначительной степени — данные более точных лесоинвентаризационных работ, которые в то время только начали организовываться на острове (1950 г.).

В настоящее время пробел в изучении количественного и качественного распределения растительности по территории острова в значительной степени восполнен, так как инвентаризация лесов острова почти завершена. Кроме того, существующая сеть метеорологических станций, расположенных в среднем друг от друга на расстоянии редко превышающем 100 км, обеспечивает необходимую сгущенность точек наблюдений для составления климатологических характеристик отдельных районов. Наряду с этим продолжают уточняться сведения о географическом распространении растений, произрастающих на Сахалине. Эти дополнительные данные позволяют более основательно рассмотреть некоторые вопросы ботанического районирования территории Сахалина и учесть заносные элементы в составе флоры. Правильной и достаточно точной дифференциации растительных подзон должно придаваться большое научное и практическое значение, поскольку с нею связаны пути и методы дальнейшего изучения растительности, представление о хозяйственных предпосылках, а также различные направления промышленного использования природных ресурсов.

Толмачев разделяет территорию острова на 4 подзоны: лиственничных лесов (северная часть острова), зеленомошных темнохвойных лесов с преобладанием ели (территория от южной границы предыдущей подзоны до 48° с. ш.), темнохвойных лесов с преобладанием пихты (территория от 48° с. ш. до северной границы четвертой подзоны), темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород. В пределах каждой подзоны выделено несколько районов (рис. 1), в основу которых в качестве ведущих элементов положено относительное сходство физико-географических условий и видового состава растительности. В отдельных случаях иллюстрируется характер строения растительных сообществ, их хозяйственная ценность, что, однако, практически не обогащает принципы, положенные в основу районирования подзон.

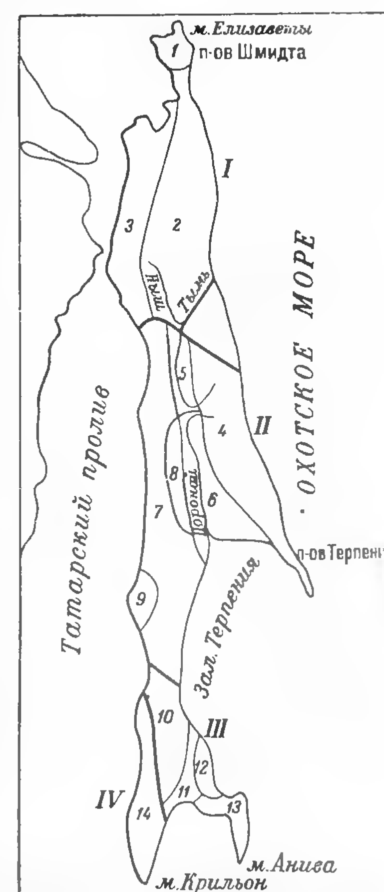


Рис. 1. Схема геоботанического районирования Сахалина, предложенная А. И. Толмачевым.

I — подзона лиственных лесов. *1* — район п-ова Шмидта, *2* — северо-восточный район, *3* — северозападный район; *II* — подзона зеленомошных темнохвойных лесов с преобладанием ели. *4* — восточносахалинский горный район, *5* — Тымский район, *6* — Поронайский район, *7* — Западносахалинский горный район, *8* — район Поронайской горной цепи, *9* — Ламанонский прибрежный район; *III* — подзона темнохвойных лесов с преобладанием пихты. *10* — Центральный (Южносахалинский) горный район, *11* — район Южносахалинской низменности, *12* — Сусунайский горный район, *13* — Юго-восточный район; *IV* — подзона темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород. *14* — Юго-западный район.

В подзоне лиственничных лесов (лесообразующая порода *Larix dahurica* Turcz) Толмачевым выделено 3 геоботанических района, 2 из которых — северо-западный и северо-восточный — имеют значительную широтную протяженность. Толмачев предположил возможность выделения в границах указанных районов широтных подзон. В северо-западном районе основным признаком для этого, по его мнению, является более мощное развитие и повсеместное распространение редких лиственничников с зарослями кедрового стланика в северной части района. В пределах северовосточного района основным признаком для выделения широтных отрезков Толмачев считает «более мощное развитие лиственничных лесов при слабом развитии формаций редколесья» в южной части района. Причем вопрос ставится так, что подобное разделение не является облигатным и даже желательным. Для условий северо-западного района подобный подход имеет достаточно оснований, так как разделение района на подрайоны и тем более на 2 самостоятельных района по признаку обогащения редких лиственничников кедровостланиковыми ассоциациями вряд ли является правильным, поскольку кедровый стланик в тех условиях все же не играет роли ведущего эдификатора растительных сообществ. Иначе следовало бы рассматривать вопрос о целесообразности оставления территории северо-восточного района в существующих границах.

Северо-восточный район подзоны лиственничных лесов, характеризующийся повсеместным преобладанием лиственничников, крайне неоднороден по характеру древостоев (таксационным показателям, сложению, условиям местообитания, динамике роста, хозяйственной годности и др.). В северной части района господствующим типом растительности являются редколесные с низкой полнотой лиственничники заболоченных и сухих местоположений. В южной части района, представленной долинами р. Тымь и ее притока Ныш (территория от 52° с. ш. до южной границы района), преобладают нормально развитые, производительные древостои дренированных местоположений. Средние таксационные показатели лиственничников северной и южной части района таковы: на севере полнота 0.5, на юге 0.6; бонитет условий местопроизрастания соответственно IV, 5 и III, 4; запас

древесины на 1 га соответственно 130 и 180 м³ (последний является наивысшим для лиственничников Сахалина); годичный прирост на 1 га соответственно 1.0 и 1.5 м³. Сравнение таксационных показателей свидетельствует о принципиальных различиях между лиственничными ассоциациями южной и северной частей района, сложившихся вполне закономерно на основе постепенного их формирования в процессе взаимодействия растительных сообществ со средой. Отмеченные различия имеют определенное хозяйственное значение.

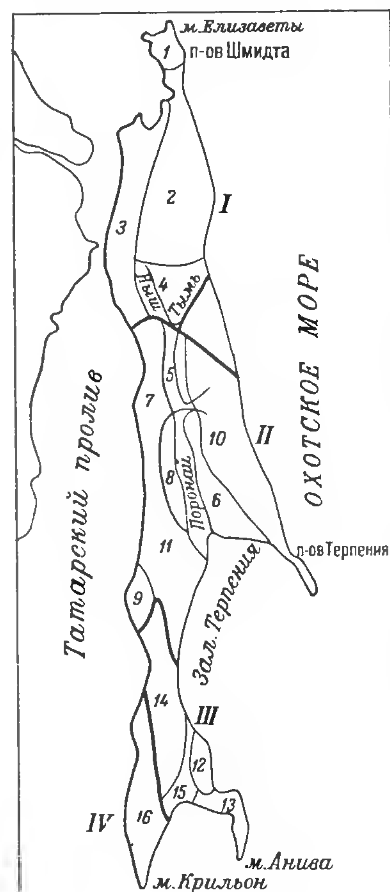


Рис. 2. Уточненная схема геоботанического районирования Сахалина (за основу принята схема А. И. Толмачева).

I — подзона лиственничных лесов. *1* — район п-ова Шмидта, *2* — северо-восточный район, *3* — северо-западный район, *4* — район низовьев р. Тымь; *II* — подзона темнохвойных лесов с преобладанием ели. *5* — Тымский район, *6* — Поронайский район, *7* — Западносахалинский горный район, *8* — район Поронайской горной цепи, *9* — Ламанонский прибрежный район, *10* — Восточносахалинский район, *11* — Юго-западносахалинский район; *III* — подзона темнохвойных лесов с преобладанием пихты. *12* — Сусунайский горный район, *13* — Юго-восточный район, *14* — Центральный (Южносахалинский) район, *15* — район Южносахалинской низменности; *IV* — подзона темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород. *16* — Юго-западный район.

Кроме отмеченных различий, южная часть района характеризуется некоторыми особенностями флоры, обогащенной видами, отсутствующими в северной части. Так, в долинных лесах можно встретить тополь Максимовича (*Populus maximowiczii* Henry), который севернее 52° с. ш., т. е. на севере района обычно редок; довольно часто встречается в примеси к незаболоченным лиственничникам, а также в составе пойменных лесов береза белая сахалинская (*Betula tauschii* [Rgl.] Koidz.), участие которой в более северной части района ничтожно; вблизи южной границы района встречается вяз лопастнолистый (*Ulmus laciniata* [Trautv.] Mayr; в составе долинных лесов участвуют *Prunus asiatica* Kom. (в северной части района ее нет), *Sambucus miquelii* Kom. (в северной части района, по-видимому, растет *Sambucus kamtschatica* E. Wolf) и некоторые другие.

Таким образом, налицо имеются 2 довольно четко выраженные широтные района (рис. 2, *2*, *4*), характеризующиеся различием в растительности (неоднородность лиственничников), флорой (более широким развитием в южной части пойменных видов), лесорастительными условиями (в южной части хорошо развиты аллювиальные почвы, выпадает больше осадков, меньшее число дней с туманами, чем на севере и др.). Эти различия явно преобладают над чертами сходства. Подразделение данного района соответствует также задачам правильной хозяйственной характеристики растительности.

Особенности лесов северо-восточного района учтены нами при разработке схемы лесоэксплуатационного районирования острова, в которой в группу районов промышленного значения отнесена и южная часть северо-восточного геоботанического района, выделенная как Ныщская лесосырьевая база лесозаготовительной промышленности. В схеме Кабанова учтены некоторые различия в растительности данной территории, что нам представляется предпочтительнее объединения, допущенного Толмачевым. Рассмотренные аргументы обусловливают целесообразность разделения северо-восточного района, выделенного Толмачевым, на 2 самостоятельных ботанико-географических района: северо-восточный (севернее 52° с. ш.) и район низовья р. Тымь (южнее 52° с. ш. в старых границах).

На территории подзоны темнохвойных лесов с преобладанием ели (лесообразующая порода *Picea ajanensis* Fisch.) Толмачевым выделено 6 районов. Самым крупным по протяженности является западносахалинский район. В общем структура лесов западносахалинского района характеризуется преобладанием елово-пихтовых и еловых древостоев, в составе которых по мере продвижения на юг увеличивается участие пихты сахалинской (*Abies sachalinensis* Fr. Schm.) и элементов южной флоры. Эти изменения находятся в причинной зависимости от постепенного нарастания с севера на юг различия в основных климатических показателях. Так, например, вблизи северной границы района среднегодовая температура воздуха равна — 1.3°, продолжительность безморозного периода составляет 117 дней и среднегодовое количество осадков 531 мм; в центральной части района, на широте Александровск—Пильво, эти показатели соответственно равны +0.2°, 132 дня и 609 мм; в южной части на широте Ильинска соответственно равны +2.3°, 153 дня и 757 мм. Рассматриваемый отрезок территории, как видно из приведенных данных, характеризуется существенными изменениями климатических элементов, обусловленных значительным протяжением района в широтном направлении. Эти изменения не могли не сказаться на распространении растительности и особенностях флоры. Примерно на широте со среднегодовой плюсовой температурой воздуха и увеличенным количеством осадков (южнее Александровска) в составе растительности появляются тисс дальневосточный (*Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc.), древовидный клен (*Acer pictum* Thunb.), дуб маньчжурский (*Quercus mongolica* Fisch.), бересклет Зибольда (*Euonymus sieboldiana* Bl.,), айнская черемуха (*Padus ssiori* [Fr. Schm.]), еще южнее — орех Зибольда (*Juglans sieboldiana* Maxim.) и некоторые другие виды, обычно не встречающиеся в более северной части района. Участие пихты в составе елово-пихтовых древостоев также возрастает с 1.5% в северной части района (Александровский лесхоз) до 9.4—17.3% в центральной части (Лесогорский и Широкопадский лесхозы) и до 20.4% в особо выделенном Ламанонском прибрежном районе (Углегорский лесхоз). Приведенные данные свидетельствуют о неоднородности растительных группировок и лесорастительных условий южной и северной частей района. Для южной части характерны обогащение ее некоторыми южными формами, увеличение роли пихты в составе лесов, установление более оптимальных климатических условий. Кроме того, в южной части района, как указывает Толмачев, наблюдается четкая вертикальная зональность в типологическом расчленении лесов, что недостаточно выражено в более северных лесах. Приведенные соображения позволяют рассматривать территорию данного района, расположенную южнее 50° с. ш., как отдельный ботанико-географический район (юго-западносахалинский горный район).

В самой южной части западносахалинского района, примерно начиная от территории Красногорского лесхоза, доля участия пихты в темнохвойных лесах резко возрастает и достигает 57.7%. Пихта занимает здесь ведущую роль как лесообразователь, благодаря чему эта часть района представляет собой инородный для еловой подзоны ботанический фрагмент. Проникновение в нее и захват этой части территории района более южными темнохвойными формациями, характеризующимися преобладанием пихты, подвергает сомнению достоверность южной границы подзоны темнохвойных лесов с преобладанием ели, установленной Толмачевым. Юго-западная часть территории западносахалинского района должна быть выключена из границ еловой подзоны и включена в состав территории подзоны темнохвойных лесов с преобладанием пихты. В границах еловой подзоны остается (в пределах этого широтного отрезка) восточное побережье, где сохраняется четкое преобладание ели в темнохвойных древостоях (79.4%).

Литература

Кабанов Н. Е. (1940). Лесная растительность советского Сахалина. — Кабанов Н. Е. (1950). Ботанико-географические районы Сахалина. Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР, 1. — Лавренко Е. М. (1947). Геоботаническое районирование СССР. — Науменко З. М., Л. Ф. Баранников. (1960). Леса и лесная промышленность Сахалина. — Семягин М. Е. (1911). Описание растительности охотского побережья о. Сахалина. Мат. к исслед. Азиатск. Росии, 3. — Тихонович Н. Н. и П. И. Полевой. (1915). Геоморфологический очерк русского Сахалина. Тр. Геолог. ком., нов. сер., 120. — Толмачев А. И. (1955). Геоботаническое районирование острова Сахалина. — Шмидт Ф. Б. (1874). Сахалинская флора. Тр. Сиб. эксп. Геогр. общ., физич. отд., 2, бот. часть. — Kudo Y. (1928). Über die Pflanzengeographie Nordjapans und der Insel Sachalin. Oesterr. Botan. Zeitschr., 76. — Takahasbi K. (1937). Vorläufige Mitteilungen über die Vegetation Karafutos (Süd-Sachalin). Botan. Jahrb., LXVII.

Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства.

(Получено 25 XI 1960).

И. И. Гордиенко

ПРОТОБОРЫ КАК ОСОБЫЙ ТИП УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ НА ГОЛЫХ ПЕСКАХ ЮЖНЫХ АРЕН

Из 150—160 тыс. га непригодных для сельскохозяйственного использования песков Олешья (Нижнеднепровья) около 25% составляют голые и полузаросшие однофазные пески, которые без предварительного закрепления растительностью и мелиорации их не могут быть использованы даже под облесение. Пески эти много раз перевеяны ветром и поэтому, будучи совершенно лишенными почвы, имеют однородное строение на протяжении всего вертикального разреза от дневной поверхности до уровня грунтовых вод, т. е. на глубину 1—10 м, а иногда и больше, в зависимости от высоты бугров. Пески на 98—99% состоят из кварца. Фракция 0.50—0.05 мм составляет 97—98%. На долю физической глины, т. е. частиц меньших 0.01 мм, приходится всего лишь 1.5—2.0%. Еще Г. Н. Высоцкий (1911) отметил, что на сыпучих песках, находящихся в состоянии движения, почвообразовательные процессы исчезающе слабы, прямо не заметны, о них, собственно, нечего и говорить. Как совершенно правильно отмечает П. С. Погребняк (1954), «Лишенные почвы бугристые пески представляют собою н е з а т р о н у т у ю п о ч в о о б р а з о в а н и е м г е о л о г и ч е с к у ю п о р о д у». Такие субстраты содержат ничтожное, свойственное кварцевым пескам, количество калия (около 0.02%) и фосфора (меньше 0.01%). Содержание же азота в них настолько незначительно, что современные методы агрохимического анализа зачастую совсем не улавливают его. Встречающаяся на песках этой категории ультраолиготрофная растительность довольствуется азотом, поступающим в толщу их с атмосферными осадками. А это в лучшем случае составляет 3—5 кг в год на 1 га.

Преследуя практическую цель облесения Олешских песков, П. С. Погребняк во многих своих работах последовательно оценивает их как субстрат, характеризующийся крайне низкой степенью химического плодородия, вследствие именно отсутствия на них почвы. Так, возражая против создания густых культур на бугристых песках, П. С. Погребняк (1954 : 151) подчеркивает: «Рекомендуются густые рядовые посадки — 15—20 тыс. па га — в сухих борах, для б о р о в ы х п о ч в, а не для желтых песков Нижнеднепровья. Хотя сосна и является засухоустойчивой и нетребовательной к почве древесной породой, отсутствие почвы на песке является для нее зачастую неблагоприятным и даже тягостным обстоятельством. В частности, песок, лишенный почвы, непригоден для р я д о в ы х посадок леса и, тем более, для равномерно густых». На этой же странице П. С. Погребняк продолжает: «. . . Отсутствие почвы является особенно чувствительным именно здесь, на Нижнеднепровских песках и вообще — на песках засушливой зоны». Далее, анализируя причины гибели рядовых посадок, автор приходит к выводу, что явление это обусловливается в конечном итоге «. . . бедностью основными элементами растительной пищи и особенно азотом, короче говоря — отсутствием почвы. Следовательно, в отсутствии и неразвитости почв лежит главная трудность лесоразведения на Нижнеднепровских песках, так как все другие факторы, вредные для лесоразведения, преодолеваются существующей агротехникой». На стр. 297 П. С. Погребняк пишет, что главное отличие песков, переживших обезлесение и последующее перевевание ветром «. . . от тех, которые не подвергались ветровой эрозии (т. е. от свежих и недавних вырубок), заключается в том, что они л и ш е н ы п о ч в ы и обеднены глинистыми частицами. Особенно трудны для облесения относящиеся к этой категории южные пески: Нижнеднепровские, Нижнедонские, пески Северского Донца. Даже посадки шелюги в этих условиях плохо удаются».

Утвердившееся мнение о большем плодородии южных песков по сравнению с северными относится не к голым, лишенным почвы, а к заросшим, в той или иной степени гумусированным пескам юга, почвообразование на которых, вследствие более теплого климата, меньшей выщелачиваемости (инфильтрации осадков) и обилия личинок пластинчатоусых (а также других насекомых), перерабатывающих живую растительность и мертвые остатки ее в экскрементное вещество (Гордиенко, 1957, 1959), происходит более интенсивно, чем на песках севера. Путаница в оценке степени плодородия южных и северных песков возникает в связи с неконкретностью термина «пески». Термин этот обычно понимается весьма широко — и в смысле собственно-песков, лишенных гумусированного слоя и глинистых частиц и поэтому имеющих крайне низкое плодородие, и в смысле гумусированных песчаных почв, содержащих некоторое, иногда довольно значительное, количество глинистых частиц, отличающихся более высоким плодородием от предыдущей категории песков, и даже в смысле арен (песчаных пространств), охватывающих комплекс песчаных почв, — от голых однофазных песков, лишенных гумуса, до черноземовидных супесей.

Практика облесения песков Олешья изобилует примерами плохого роста культур на голых, лишенных почвы однофазных песках с близким (0.7—1.5 м) уровнем залегания грунтовых вод. Большинство таких культур гибнет в первые 5—10 лет жизни, не оставляя после себя никаких следов. Невозможность обобщения опыта лесоводственного освоения этих категорий песков вследствие отсутствия старых насаждений на них обусловило многократное безуспешное повторение в течение более чем векового периода одних и тех же способов и технических приемов облесения. Стимулом к такого рода периодическим повторениям пройденного являлись редкие удачи создания насаждений на инфляционных песках с погребенной почвой или прослойками лёссовидного суглинка, ничем не отличающихся с поверхности от голых, лишенных гумусного слоя, однофазных песков. Обследовав в 1939 г. белоакациевые насаждения, созданные в 1904—1907 гг. в таких именно условиях местообитания, по способу И. А. Борткевича (1910), М. М. Дрюченко (1939) констатировал большую пестроту (от Va до I) бонитета этих культур на ограниченном по площади пространстве — в одном и том же ряду. Таким образом, даже на инфляционных песках в сравнительно обеспеченных влагой условиях (посадка в канавы глубиной 1.0—1.5 м производилась на участках с неглубоким залеганием грунтовых вод и преследовала цель приближения корней растений к ним) в случаях малой мощности погребенных гумусовых или суглинковых прослоек бонитет насаждения был предельно низкий.

Несомненно, что голые, лишенные почвы, бугристые пески южных арен, в частности Олешья, представляющие собою, по существу, незатронутую почвообразованием геологическую породу, имеют несравненно более низкое плодородие, чем почвы борового ряда — наиболее бедного типа условий местообитания по украинской типологии. Все авторы последней (Е. В. Алексеев, 1925 г.; Погребняк, Шмидт, Калужский и Вербицкий, 1944; Воробьев, 1953; Погребняк, 1955) согласно сходятся на том, что почвы борового комплекса характеризуются наличием г у м у с о в о г о г о р и з о н т а. Плодородие боровых почв относительно высокое: в сухих борах сосна (по П. С. Погребняку, 1954, 1955) достигает IV—III, а в свежих II и даже I бонитетов. Плодородие же голых, лишенных почвы, песков Олешья настолько низкое, что высота сосны в 15—20-летнем возрасте не превышает 1.0—1.5 м. Это соответствует V—Va бонитетам. Из 16 приведенных в списке растений-индикаторов сухих боров, помещенном на 294—295 страницах упоминавшейся ранее книги П. С. Погребняка «Основы лесной типологии», пять — низкорослый кукушкин лен (*Polytrichum piliferum* Schreb.), песчаный цмин (*Helichrysum arenarium* D. C.), волосистая ястребинка (*Hieracium pilosella* L.), песчаная гвоздика (*Dianthus arenarius* L.) и букашник (*Jasione montana* L.) — произрастают также и на песках Олешья, но не голых, а хорошо заросших (находящихся на третьей, разнотравно-злаковой, стадии растительных сукцессий), имеющих 5—10-сантиметровый (а иногда и больше) гумусированный горизонт и являющихся аналогами условий местообитаний борового ряда украинской типологии. Семь видов — келерия (*Koeleria glauca* DC.), чебрец (*Thymus serpillum* L.), овечья овсяница (*Festuca ovina* L.) и лишайники *Cladonia rangiferina* Web., *C. silvatica* Hoffm., *C. alpestris* Hoffm. и *Cetraria islandica* Asch. — упомянутого списка индикаторов представлены в отмеченных выше боровых условиях местообитания песков Олешья их взаимозамещающими видами: днепровской келерией (*Koeleria borysthenica* [Grün] Klok.), днепровским чебрецом (*Thymus borysthenicus* Klok.), овсяницей Беккера (*Festuca beckeri* Hack.) и лишайниками: *Cladonia subrangiformis* Scriba., *C. convoluta* Lam., *Parmelia vagans* Nyl., *P. ryssolea* (Ach.) Nyl. Остальные, приводимые П. С. Погребняком для сухих боров, четыре вида: едкий очиток (*Sedum acre* L.), аптечная толокнянка (*Arctostaphylos uva ursi* Spr.), русская живучка (*Sempervivum ruthenicum* Schittsp. et Lehm.) и золотая розга (*Solidago virga aurea* L.) вообще не свойственны флоре южной части степей Украины. В характеристике же типов лесорастительных условий Олешья П. С. Погребняк (1955. 248—249) совершенно безосновательно ставит в одну рубрику боровых условий местообитаний также и совершенно голые, лишенные почвы, и слабо гумусированные пески. Если на голых песках может произрастать ограниченное количество видов, причем ультраолиготрофных, таких, как днепровский ракитник (*Cytisus borysthenicus* Grün.), песчаный пырей (*Agropyron dazyanthum* Ldb.), сладкая льнянка (*Linaria dulcis* Klok.) и иногда кровяная росичка (*Digitaria sanguinalis* [L.] Scop.) и днепровский козлобородник (*Tragopogon borysthenicus* Artemcz.), то на слабо гумусированных песках произрастает уже целый ряд псаммофитов, среди которых оказываются и растения, помещенные Погребняком в списке индикаторов сухих боров: чебрец, типчак (овсяница) и цмин. Что же касается молочая Сегюра (*Euphorbia segueriana* Neck.) и украинской скабиозы (*Scabiosa ucrainica* L.), то они отнесены к индикаторам боровых условий местообитания Олешья автором «Основ лесной типологии» по недоразумению, так как молочай и скабиоза являются типичными мезотрофами (представителями суборей). На пространствах боровых почв встречаются они лишь изредка и только в местах более интенсивного локального почвообразовательного процесса.

Как видно из всего вышеизложенного, голые, лишенные почвы, пески Олешья помещать в боровой ряд эдафической сетки нельзя. Включение в категорию боров этих условий местообитания специфических для южных арен, а также для дюнных образований побережья Балтийского моря (например, дюн косы Кюршю-Неринга и дюн Латвийской ССР), при их крайне низком плодородии (обусловленном тем минимумом плодородия материнской горной породы, который присущ рухляку) не вяжется с трактовкой их Погребняком в качестве субстрата, лишенного почвы.

Правильная характеристика условий местообитания важна прежде всего для практических целей, для выбора того или иного типа мелиорации осваиваемых пространств и способа лесных культур на облесяемых площадях и для различных иных мероприятий. Ведь на субстратах, лишенных почвы, методы создания леса будут иные, чем на боровых почвах. П. С. Погребняк первый отметил это. Во многих своих работах — например, в упомянутой выше (1954) — он высказывает положение, что на песках, лишенных почвы, культуры даже такой самой нетребовательной породы, как сосна, возможны лишь при условии создания хотя бы элементарной почвы, и что способом «. . . разрешившим проблему приживаемости посадок на Нижнеднепровских песках, явилось местное (очаговое) с о з д а н и е и с к у с с т в е н н о й п о ч в ы (разрядка наша, — *И. Г.*) — гнездовое внесение торфа под посадки сосны на Нижнеднепровских песках в 1951 году», и т. д.

Таким образом, лишенные почвы пески (беспочвенные субстраты) представляют собою особый тип условий местообитания, характеризующийся несравненно более низким плодородием, чем почвы борового ряда украинской типологии. Плодородие их, как видно из сравнения бонитетов культур сосны, ниже плодородия боров настолько, насколько плодородие последних ниже плодородия суборей. Такие условия местообитания мы предлагаем назвать первичными борами — „п р о т о б о р а м и“.

В эдафической сетке протоборы занимают место влево от боров (см. схему) и имеют 5 гигротопов — очень сухие (0), сухие (1), свежие (2), влажные (3) и сырые (4). Чтобы

Н \ Т	α	A	B	C	Трофотопы / Гигротопы
	Стадии растительных сукцессий или растения, составляющие фон				
0	Пырейно-ракитниковая				Очень сухие (ксерофильные)
1	Ракитниково-пырейная				Сухие (мезо-ксерофильные)
2	Скерда, розмаринолистная ива	Разнотравно-злаковая	Злаково-полынная	Полынная	Свежие (мезофильные)
3	Розмаринолистная ива, скерда				Влажные (мезогигрофильные)
4	Розмаринолистная ива, вейник				Сырые (гигрофильные)
Н / Т	Протоборы	Боры	Субори	Сугрудки	Гигротопы / Трофотопы

не нарушать прочно вошедших в науку и практику лесного хозяйства индексов эдафической сетки — не передвигать соответственно влево буквенные обозначения трофотопов A, B, C, D — мы предлагаем протоборы обозначать греческой буквой α (альфа), аналогично индексированию «влево» бонитетов (Iа, Iб и т. д.) от первоначально установленного I бонитета.

Переломный этап почвообразовательного процесса внешне проявляется в заметном накоплении органического вещества (гумуса), главным образом посредством перерабатывания энтомофауной живой растительности и мертвых остатков ее в экскрементное вещество (Гордиенко, 1954, 1957, 1959). Он начинается с наступления третьей стадии растительных сукцессий при демутации голых песков Олешья — разнотравно-злаковой стадии. На этой стадии генезиса песков и осуществляется переход протоборов в боры. Однофазные пески, находящиеся на первой (пырейно-ракитниковой) и второй (ракитниково-пырейной) стадиях естественного зарастания, принадлежат к протоборам.

О ч е н ь с у х и е п р о т о б о р ы (α_0) занимают вершины и склоны бугров с залеганием грунтовых вод глубже 4—5 м. На вершинах бугров и на аккумулятивных валах (заветренных склонах) отдельными кустами и куртинами разбросаны днепровский ракитник и сопутствующий ему песчаный пырей, а также кое-где розмаринолистная ива (*Salix rosmarinifolia* L.).

Иногда на аккумулятивных валах, в местах более или менее равномерно-рассеянного пырея, встречается кровяная росичка. В местах временного затишья полей дефляции (подветренных склонов) куртинами, реже отдельными кустами и экземплярами, произрастает сладкая льнянка. Это пырейно-ракитниковая (первая) стадия растительных сукцессий.

С у х и е п р о т о б о р ы (α_1) занимают так называемые мелкобугристые аккумулятивные поля, т. е. волнистые местообитания с залеганием уровня грунтовых вод на глубине от 2.5—3.0 до 4—5 м. Расселение песчаного пырея равномерно-рассеянное; ракитник расселен здесь не куртинами, как в протоборах типа α_0, а отдельными кустами. Изредка встречается лоснящаяся верблюдка (*Corispermum nitidum* Kit.) и куртины тысячелистника Гербера (*Achillea gerberi* M. B.). Днепровский козлобородник то единично разбросан, то более или менее равномерно расселен, в зависимости от возраста мелкобугристого аккумулятивного поля — чем оно старше, тем больше козлобородника; в этом последнем случае, в местах более интенсивного локального почвообразовательного процесса, отдельными кустами расселяется песчаная полынь (*Artemisia arenaria* DC.). Это ракитниково-пырейная (вторая) стадия естественного зарастания песков.

С в е ж и е п р о т о б о р ы (α_2) занимают котловины среди высоких полузаросших бугров. Значительная величина котловин (около 1 га и более) обусловливает в начале демутации голых песков интенсивную аккумуляцию песка в виде валиков и кучугурок различной ориентации, а в последующие этапы, на второй стадии смен растительности, — экстенсивную аккумуляцию песка. Грунтовые воды залегают на глубине 1.5—2.0 м. Такие котловины, как правило, сплошь зарастают кровельной скердой (*Crepis tectorum* L.) и розмаринолистной ивой, а также, в значительно меньшей степени, днепровским ракитником. На валиках и кучугурках, высота которых обычно не превышает 0.5—1.0 м над общим уровнем котловины, кроме того произрастают наземный вейник (*Calamagrostis epigeios* Roth), песчаный пырей и днепровский козлобородник; иногда — тысячелистник Гербера, цмин, колхидская осока (*Carex colchica* Gay).

В л а ж н ы е п р о т о б о р ы (α_3) занимают такие же, как и в предыдущем случае, котловины, но на более ранней фазе растительных сукцессий, а также небольшие котловины (около 0.5 га и меньше), малый размер которых не способствует интенсивной аккумуляции песка на них. Глубина грунтовых вод 1.0—1.5 м. Пространства этих условий местообитания бывают сплошь заросшими розмаринолистной ивой и скердой (причем первой больше, чем второй, в то время как в свежих протоборах наоборот, господство принадлежит скерде), на фоне которых отдельными кустами разбросан ракитник. В сообществе этих растений иногда большими пятнами встречается лядвенец *Lotus praetermissus* Kupr., покрывающий почву сплошным ковром.

С ы р ы е п р о т о б о р ы (α_4) занимают свежие выдуи, идущие за шлейфами полей дефляции (каймы последних 5—15 м шириною, а иногда и более), а также прилегающие к ним наиболее молодые участки котловин, заросших наземным вейником, розмаринолистной ивой, *Holoschoenus vulgaris* Link и иногда днепровским ракитником. Грунтовые воды на глубине 0.5—1.0 м.

Протоборы всех типов формируются на однофазных песках, лишенных почвы.

Хотя разработка типологической классификации условий местообитания южных арен является актуальным мероприятием весьма важным для их освоения вообще и облесения в частности, однако в данной работе нет возможности охватить этот очень обширный вопрос и, кроме того, он выходит за пределы нашей темы. Поэтому мы ограничимся общей схемой дальнейшей классификации однофазных песков Олешья по трофотопам (см. также схему).

Б о р ы (A) занимают мелкобугристые и волнистые местоположения, находящиеся, как об этом уже упоминалось выше, на третьей стадии растительных сукцессий — разнотравно-злаковой. Типчак (овсяница) и, в меньшей мере, другие злаки (келерия, *Eragrostis minor* Host) произрастают совместно с многочисленной группой двудольных — *Centaurea breviceps* Iljin, *Senecio borysthenicus* Andrz., *Linaria genistifolia* Mill., *Thymus borystenicus* Klok., *Otites borysthenica* Klok., *Chondrilla juncea* L., *Plantago indica L.*, тысячелистником Гербера, песчаным цмином, *Cladonia subrangiformis* и *C. convoluta*, *Parmelia vagans*, *P. rissolea* и др. Мощность гумусового горизонта достигает 5—10 см, а иногда и больше.

С у б о р и (B) занимают волнисторавнинные местоположения, находящиеся на злаково-полынной (четвертой) стадии естественного зарастания. В менее плодородных разностях суборей господство принадлежит типчаку совместно с молочаем и чебрецом; полевая полынь (*Artemisia campestris* L.) представлена в меньшем количестве. В более богатых разностях суборей полынь численно преобладает над чебрецом, молочаем, а также и над другими двудольными и типчаком. Мощность гумусированного слоя достигает 15—25 см, иногда больше.

С у г р у д к и (C) занимают такие же, как и субори, волнисторавнинные местоположения, но со значительно более мощным гумусированным слоем, свыше 25 см. Тра-

вяной покров состоит в основном из полевой полыни. Это — полынная (пятая) стадия растительных сукцессий. Молочай, чебрец (а также другие двудольные) и типчак встречаются лишь в качестве ингредиентов.

Литература

Борткевич И. А. (1910). Пески, борьба с ними, как главной причиной засухи в южно-русских степях. — Воробьев Д. В. (1953). Типы лесов европейской части СССР. — Высоцкий Г. Н. (1911). Почвообразовательные процессы в песках. Изв. имп. русск. географ. общ., 4. — Высоцкий Г. Н. (1927). Наши южные арены и проект их культуры. Сельскохозяйственное опытное дело, 1. — Гордієнко І. І. (1954). Екологічні звязки між пирієм піщаним (*Agropyron dazyanthum* Ldb.) і зіноваттю дніпровською (*Cytisus borysthenicus* Grün.) на Нижньодніпровських пісках як приклад тісних міжвидових відношень. Бот. журн. АН УРСР, II, 3. — Гордиенко И. И. (1957). Роль энтомофауны в почвообразовании на Олешских песках. Почвовед., 5. — Гордиенко И. И. (1959). Растительные сукцессии на Олешских песках в процессе их естественного зарастания. Бот. журн., 9. — Дрюченко М. М. (1939). Лесорастительные условия Нижнеднепровских песков и перспективы лесоразведения на них. Зап. Харьковск. с.-х. инст., 2, 1—2. — Погребняк П. С. (1954). Об итогах и текущих задачах работ по освоению Нижнеднепровских песков. Сб. Укр. НИТОЛЕС, 1—2. — Погребняк П. С. (1955). Основы лесной типологии. — Погребняк П. С., В. Э. Шмидт, М. И. Калужский и Л. Н. Вербицкий. (1944). Основы лесной типологии.

Киев.

(Получено 11 XII 1959).

И. П. Игнатьева

МОРФОГЕНЕЗ НЕЗАБУДКИ АЛЬПИЙСКОЙ

С 5 рисунками

Незабудка альпийская (*Myosotis alpestris* auct.) — многолетнее травянистое растение, произрастающее в высокогорном поясе Альп, Карпат и Кавказа. Являясь популярным и широко распространенным в культуре декоративным растением, она играет ведущую роль в группе декоративных двулетников. Тем не менее в литературе отсутствуют данные о развитии этого растения. Большинство из имеющихся работ сводятся к краткой морфологической характеристике и агротехническим указаниям (см. «Литература»). Исключением является работа Кнута (Knuth, 1898—1899), посвященная вопросам биологии цветения.

Изучение морфогенеза незабудки альпийской проводилось в Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева с 1951 по 1959 г.

Первый год жизни. При посеве семян в условиях защищенного грунта (конец мая) массовые всходы появляются на 5—8-й день после посева. Семенная оболочка выносится семядолями на поверхность и сбрасывается при их расхождении (рис. 1, *а*). Проростки имеют длину 1.5—2 см; гипокотиль тонкий, хорошо выраженный (длина 0.5—0.7 см); семядоли сидячие, округлые, тонкие, слабоопушенные, сизовато-зеленые, маленькие (длина 0.15—0.2 см).

На 3-й день после появления всходов начинается ветвление корня. На 7—8-й день после появления всходов разворачивается первый настоящий лист (рис. 1, *б*). В этой фазе семядоли достигают наибольшей величины (длина 0.8—1 см, ширина 0.6 см) и приобретают характерный вид: пластинки семядолей округлые, тонкие, слабоопушенные короткими нежными волосками (по мере старения семядолей опушение постепенно исчезает); черешок довольно длинный, тонкий. Первый настоящий лист черешковый, широкоовальный. Поверхность листовой пластинки и черешок густо опушены мягкими шелковистыми волосками. У большинства растений появляются корни третьего порядка. Быстрый темп ветвления корней является характерной особенностью незабудки.

В фазе 4—5 листьев (рис. 1, в) у сеянцев, наряду с продолжающимся развитием системы главного корня, появляются первые придаточные корни на гипокотиле. Система главного корня представлена хорошо выраженным главным корнем и относительно длинными и тонкими корнями второго и третьего порядков.

В фазе 6—7 листьев (начало июня) у сеянцев начинается массовое ветвление: в пазухах семядолей развиваются побеги второго порядка. Гипокотиль к этому времени заметно утолщается; семядоли отмирают. Эпикотиль и междоузлия не развиты — сеянцы розеточного типа.

В фазе 9—10 листьев (рис. 1, *г*) начинается образование цветоносной части главного побега — раздвигаются верхние междоузлия стебля.[1] Листья, составляющие главную розетку, довольно крупные (длина 8—9 см, ширина 1.5 см), длинночерешковые, с расширенным основанием. Число побегов второго порядка 6—7. Последовательное заложение и развитие побегов второго порядка происходит в акропетальном направлении, начиная с пазух семядолей и затем в пазухе каждого следующего листа. Несмотря на то, что почки в пазухах семядолей трогаются в рост ранее других, в дальнейшем их рост замедляется, в связи с чем наиболее крупными побегами в розетке являются побеги, развившиеся в пазухах первых листьев. Рост системы главного корня приостанавливается, хотя она и продолжает играть главную роль в корневом питании сеянцев. На заметно утолщенном гипокотиле (диаметр 0.3 см) имеется 15—20 быстро растущих, толстых неветвящихся придаточных корней. Появляются также первые придаточные корни на основании главного побега. Таким образом, заложение придаточных корней идет в акропетальном направлении. Придаточные корни, внедряясь в почву, постепенно втягивают основание побегов. В данной фазе у сеянцев полностью погружены в почву гипокотиль и основание нижних побегов второго порядка.

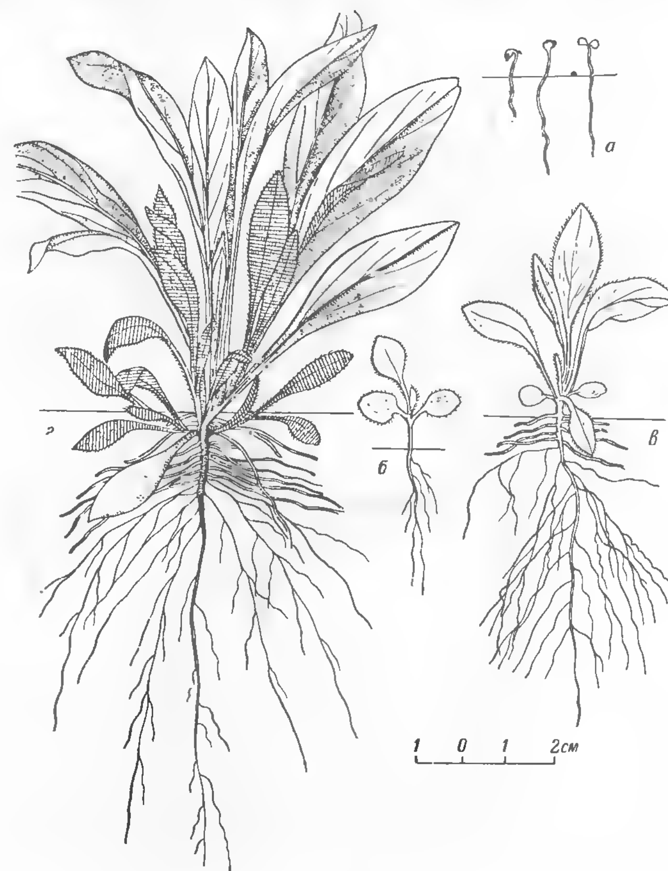


Рис. 1. Всходы незабудки альпийской различного возраста.

а — проростки, *б* — фаза первого листа; *в* — фаза пяти листьев; *г* — фаза десяти листьев. *Заштрихованы* побеги второго порядка.

В середине августа число листьев, образующих главную розетку, увеличивается до 15, а число побегов второго порядка — до 10. У нижних, наиболее крупных побегов

---

[1] Условно было принято следующее обозначение частей цветоносного побега: «основание» — нижняя, обычно утолщенная по сравнению с цветоносной, часть побега с укороченными междоузлиями; «цветоносная часть» — выше расположенная часть побега с удлиненными междоузлиями, несущая цветки.

второго порядка в пазухах нижних листьев появляются по 3—4 побега третьего порядка, а на основании побегов — первые придаточные корни. Нижние, наиболее старые из гипокотильных корней (10—15), имеют хорошую мочку из корней второго порядка и начинают играть основную роль в корневом питании растения. Система главного корня, продолжая исполнять свои функции, теряет значение, так как составляет уже не более 1/10 части от всей корневой системы. Придаточные корни первого порядка — тонкие (0.15 см), крепкие; корни второго порядка, образующие мочку, очень тонкие. Все корни у незабудки имеют характерную темно-коричневую окраску.

В конце первого года жизни сеянцы представляют собой хорошо развитые, невысокие (10—12 см), компактные кусты диаметром 15—17 см. На главном побеге развивается около 20 листьев, из которых 12—15 к этому времени отмирают. Число побегов второго порядка в среднем 15. Нижние пять (рис. 2, *а*) имеют хорошо выраженный стебель; в пазухах их нижних, отмерших или отмирающих листьев образуются от 2 до 5 побегов третьего порядка (заштрихованы). На основании побегов второго порядка появляются придаточные корни. У 5—10 побегов второго порядка, расположенных выше упомянутых, а также у побегов, развившихся в пазухах семядолей, ветвление или только начинается, или вообще отсутствует (рис. 2, *б*), в пазухах верхних 5—10 листьев главной розетки почки или только трогаются в рост (рис. 2, *в*), или вообще остаются спящими. К началу зимы, таким образом, у растений имеется в среднем 15—20 побегов третьего порядка.



Рис. 2. Строение побега второго порядка у незабудки альпийской в зависимости от местоположения на побеге.

а — нижние побеги; *б* — средние и в пазухах семядолей; *в* — верхние. *Заштрихованы* побеги третьего порядка.

У единичных растений к концу первого года жизни на главном побеге развивается соцветие. Соцветие не поднимается над листьями — цветонос укороченный. Цветки обычно не успевают распуститься, но если распускаются, то цветение идет «внутри» куста.

Изучение развития сеянцев незабудки от других сроков посева показало, что при посеве 25 апреля (на месяц раньше обычного срока) к началу зимы образуются очень крупные кусты диаметром 25 см. Число листьев главной розетки достигает 25, из них к этому времени отмирает 15—18. Число побегов второго порядка 15—20, третьего — 30. У побегов второго порядка хорошо развиты придаточные корни; появляются придаточные корни и на побегах третьего порядка. При посеве 25 июня (на месяц позже обычного срока) к концу первого года жизни образуются кусты, диаметр которых не превышает 13 см. На главном побеге успевают развиться лишь 14—15 листьев, из которых около 10 отмирают. В пазухах четырех нижних листьев имеются побеги второго порядка, у которых начинается ветвление и развиты придточные корни. Выше следуют 5—6 маленьких побегов второго порядка розеточного типа и далее 4—5 листьев главной розетки. Общее число побегов второго и третьего порядков 15, реже 20.

Второй год жизни. Растения перезимовывают с сохранением надземной части. В течение зимы отмирают наиболее старые листья на основании побегов второго порядка, а также 1—2 листа у побегов третьего порядка. Иногда весной у отдельных растений отрастания не происходит вообще или оно задерживается и бывает очень слабым. Гибель побегов бывает связана чаще всего с длительным застоем талых вод на участке. Хотя корневая система у таких растений и не повреждается, однако возобновления не происходит, так как придаточные почки на корнях не образуются.

Отрастание побегов начинается в первой декаде апреля, причем одновременно начинают рост как верхушечная почка главного побега, так и верхушечные почки побегов второго и третьего порядков. В это же время начинают образовываться и новые побеги второго и третьего порядков.

В середине апреля на укороченных побегах закладываются соцветия: в первую очередь на главном побеге, а затем последовательно у побегов второго порядка и у более крупных побегов третьего порядка. Соцветия конечные. Одновременно с заложением соцветий начинается усиленный рост цветоносной части стебля.

В первых числах мая наступает фаза бутонизации и спустя 12—15 дней — массовое цветение. Значительный интерес представляет тот факт, что растения от раннего и позднего срока посева (25 апреля и 25 июня) зацветают в это же время, хотя морфологические различия, о которых упоминалось ранее, бывают к этому времени достаточно резко выражены. У растений от раннего срока посева число цветоносных побегов доходит до 60, они крупные, хорошо развитые, значительную часть из них составляют побеги третьего порядка. Растения от позднего срока посева развиты слабо, число цветоносных побегов около 20.

Растения от контрольного срока посева (25 мая) имеют около 40 цветоносных побегов. Цветение начинается почти одновременно на главном побеге и побегах второго порядка, отстают несколько лишь побеги третьего порядка, а также развившиеся в пазухах семядолей и одиночные, отставшие в развитии, побеги второго порядка. В фазе массового цветения растения весьма декоративны: низкие (10—12 см), плоские или слегка округлые кусты, со свежей листвой и голубыми цветками, образуют великолепный голубой ковер, яркость которого зависит от числа цветоносных побегов и одновременности их зацветания.

Цветение в пределах побега идет в базипетальном направлении: в первую очередь зацветает центральное соцветие, затем боковые. В пределах завитка цветение проходит в акропетальном направлении, причем по мере прохождения этого процесса завиток постепенно выпрямляется. В процессе цветения внешний вид растений довольно резко изменяется. Через 10—12 дней после начала массового цветения побеги второго порядка достигают длины 15—20 см, что связано с удлинением междоузлий и выпрямлением завитка. Цветение сосредоточивается на концах соцветий. Кусты теряют компактность, становятся редкими, прозрачными; декоративность растений значительно падает. Главный цветоносный побег до конца цветения не выделяется по высоте среди цветоносов второго порядка, так что поверхность куста остается ровной или слегка округлой.

Цветение заканчивается в первой декаде июня. Продолжительность цветения 20—25 дней (при жаркой засушливой погоде 15 дней), однако период декоративной ценности значительно короче — 10—15 дней. В конце цветения созревают семена у нижних плодов. Плод — коробочка, открывающаяся при созревании семян в верхней ее части. Семена мелкие, черные, блестящие, скользкие.

В конце июня заканчивается созревание семян на концах цветоносных побегов. Из ниже расположенных плодов семена к этому времени уже высыпаются. Концы отдельных листьев на цветоносах желтеют и подсыхают. Начинается отрастание побегов возобновления третьего и четвертого порядков, последние образуются в небольшом числе. Отрастание побегов третьего порядка идет быстрым темпом, так что к половине июля нижние из них достигают высоты 8—10 см. Листья, составляющие их, крупные, ярко-зеленые, нижние из них начинают отмирать.

В конце второго года жизни растения вновь приобретают вид низких (10—13 см), компактных кустов. Такого рода метаморфоз — уменьшение высоты растений и увеличение плотности куста — связан с отмиранием цветоносной части побегов и отрастанием побегов третьего и четвертого порядков. На рис. 3 показан один из побегов второго порядка. Цветоносная часть побега отмерла, хотя еще и не разрушилась полностью. На основании этого побега развились 2 вегетативных побега третьего порядка. На нижней, погруженной в почву части последних имеются короткие неветвящиеся придаточные корни; листья на этой части отмерли, почки спящие. Верхушки побегов третьего порядка представлены султаном из 8—10, скученно расположенных листьев.

В пазухах нижних из них развились побеги четвертого порядка в количестве 2—4; основание их обычно расположено над поверхностью почвы.

Втягивание надземной части растений в почву продолжается. Этот процесс осуществляется многочисленными придаточными корнями на гипокотиле, основании главного побега и побегов второго и третьего порядков. В первый год жизни втягивание идет только в одном направлении — вертикально вниз; с развитием придаточных корней у побегов третьего порядка наряду с продолжающимся вертикальным втягиванием происходит распластывание основания побегов в горизонтальном направлении и последующее втягивание их вниз (рис. 3). В связи с таким распластыванием побегов куст разваливается и середина его оголяется.

Т р е т и й г о д ж и з н и. Часть растений (15—20%) в течение зимы полностью отмирает. У остальных отрастание начинается, как обычно, в первой декаде апреля. Особенности строения растений весной третьего года таковы: главный побег отмирает полностью вместе с системой главного корня и придаточными корнями на



Рис. 3. Побег второго порядка у незабудки альпийской с побегами третьего и четвертого порядков в конце второго года жизни растения. *Заштрихованы* побеги четвертого порядка.

гипокотиле и основании; цветоносные побеги второго и третьего порядков, развившиеся в верхней части главного побега, также полностью отмирают; в центре куста образуется оголенное место диаметром около 7 см; жизнеспособность сохраняют лишь побеги второго порядка, сосредоточенные в нижней части главного побега; внешне их связь с отмершим основанием главного побега, а следовательно и между собой, еще сохраняется, но фактически она уже не существует; указанные побеги ведут самостоятельный, обособленный образ жизни.

Надземная часть у растений третьего года жизни представлена в основном побегами третьего порядка и в небольшом числе — четвертого. Репродуктивные органы у побегов третьего порядка закладываются в половине апреля или немного раньше. У более крупных побегов четвертого порядка, образовавшихся в предыдущем году, заложение репродуктивных органов происходит одновременно или немного позже. Бо́льшая же часть побегов четвертого порядка развивается в течение текущего года.

Фазы бутонизации, цветения и созревания семян проходят в одни сроки с таковыми у растений второго года жизни. Семена завязываются в большом количестве, имеют нормальный размер и полновесны.

В конце июня начинается отрастание вегетативных побегов. К середине июля заканчивается естественный процесс отмирания цветоносной части побегов третьего и четвертого порядков. Особенности строения нижних побегов второго порядка в это время таковы (рис. 4). На утолщенном основании побега имеется большое число придаточных корней с хорошо развитой мочкой; от цветоносной части сохранился лишь небольшой пенек с остатками отмерших листьев. Основание побегов третьего порядка

слабо утолщенное с многочисленными придаточными корнями (на рисунке изображен один побег третьего порядка, остальные три срезаны). Выше корней, на надземной части побега, расположены побеги четвертого порядка. Последние находятся на различных фазах развития. Большинство из них цвело, и цветоносная часть побегов уже



Рис. 4. Строение побега второго порядка у незабудки альпийской в середине третьего года жизни растения.

а — остатки цветоносной части побега второго порядка; *б* — побеги третьего порядка; *в* — побег четвертого порядка; *г* — побег пятого порядка. *Заштрихованы* живые побеги четвертого и пятого порядков.

отмерла, однако у некоторых цветение только начинается, другие же вообще являются вегетативными. На основании побегов четвертого порядка развиваются побеги пятого порядка. Они слабые и количество их невелико — один или два. Таким образом, побегами возобновления являются в основном побеги четвертого и отчасти пятого порядков.

Строение вышерасположенных побегов второго порядка иное, чем у нижних побегов. Характерным является наличие большого числа хорошо развитых цвето-

носных побегов третьего и четвертого порядков и полное отсутствие побегов возобновления. Последние после созревания семян отмирают.

В начале августа зацветают отдельные побеги четвертого порядка, отставшие в развитии или начавшие рост позже других. В конце третьего года жизни растения вновь приобретают вполне декоративный вид; кусты имеют диаметр 15—20 см и высоту не более 10 см. При выкопке они распадаются на отдельные, не связанные между собой части. Основание побегов второго порядка и их придаточные корни к этому времени отмирают; то же происходит и с основанием побегов третьего порядка. Побеги четвертого порядка, таким образом, не связаны друг с другом и ведут самостоятельный образ жизни (рис. 5, *а*). Нижняя часть их стеблей оголена; почки в пазухах отмерших листьев не развиваются; верхние листья собраны в султан; придаточные корни короткие и не ветвятся. В пазухах нижних листьев султана имеются 1—2 побега пятого порядка. В среднем, количество побегов четвертого порядка — 20, пятого — 25—30.



Рис. 5. Строение побегов незабудки альпийской в конце третьего года жизни растения.

а — побег третьего порядка с побегом четвертого порядка (*заштрихованы* побеги пятого порядка); *б* — отмерший побег четвертого порядка с побегом пятого порядка (*заштрихован*).

Несмотря на слаборазвитые придаточные корни, побеги четвертого и пятого порядков имеют почти нормальную величину. Это связано с совершенно особыми, очень благоприятными условиями, создающимися внутри куста. Субстрат внутри куста резко отличается от почвы на участке. Почва на участке суглинистая, тяжелая, светло-желтая; внутри куста — черная, рыхлая, комковатая, богатая органическими остатками. Такой субстрат образуется в процессе жизнедеятельности растения благодаря отмиранию многочисленных побегов и корней.

В конце третьего года жизни около растений и между старыми побегами внутри куста развивается большое число сеянцев из опавших семян (самосев).

Четвертый год жизни. Надземная часть у растений четвертого года жизни представлена побегами четвертого и пятого порядков. Связи между побегами четвертого порядка нет, однако очертания куста попрежнему сохраняются. Отрастание и дальнейшее развитие побегов происходит вполне нормально, т. е. все фазы у них наступают одновременно с наступлением таковых у растений второго и третьего года жизни.

Цветение продолжается около 20 дней, причем участки, занятые растениями, вполне декоративны, однако цветоносные побеги развиты значительно слабее, чем у более молодых растений.

По окончании созревания семян начинают отрастать побеги возобновления пятого и, в небольшом числе, четвертого порядков. Число таких побегов — не более одного, реже двух, на цветоносном побеге. Растут они медленно и к концу вегетационного сезона остаются маленькими и тонкими (рис. 5, *б*). На их основании, почти не утолщенном, развиты 4—5 небольших корней; нижние листья отмерли, число ассимилирующих листьев 3—5. Связи между побегами нет, так как побеги третьего и четвертого порядков отмирают к этому времени полностью, включая основание. Слабость и хилость побегов возобновления объясняется тем, что возникают они на слаборазвитых побегах соответствующих порядков и что их собственная корневая система, являющаяся единственным источником корневого питания, почти не развита. В какой-то мере, слабость их развития связана также и с «самосевом». Сеянцы самосева, появившиеся в конце третьего года жизни растения, хорошо перезимовывают. Кроме того, часть семян прорастает весной текущего года. В связи с этим число растений самосева на четвертый год бывает так велико, что они образуют сплошной ковер, сильно угнетая друг друга и побеги материнского растения. На четвертый год жизни отдельные более крупные растения из самосева цветут, но большинство остается в вегетативном состоянии.

Пятый год жизни. Весной самосев, отрастая, заглушает побеги материнского растения, число которых в связи с угнетением постепенно убывает и к середине вегетационного периода сходит на нет. Место материнского растения полностью занимает самосев. Для дальнейшего использования самосев следует проредить, предоставив возможность развиваться лишь небольшому числу растений.

Попытаемся обобщить сказанное. Незабудка альпийская — растение поликарпическое. Продолжительность жизни в условиях культуры 4—5 лет. В течение этого времени развивается четыре-пять генераций побегов. Тип развития монокарпических побегов дициклический, однако небольшая часть побегов развивается по типу моноциклических.

Вегетативное возобновление происходит из верхушечных почек вегетативных побегов, зимующих на поверхности почвы, а также из почек, развивающихся на их основании. Побеги зимуют с сохранением значительной части листьев.

Сила развития годичных побегов является наибольшей у побегов второго и третьего порядков, у последующих резко ослабевает. Энергия плодоношения, соответственно, является наибольшей на второй год жизни, а затем уменьшается вплоть до полного прекращения его на пятый год.

Корневая система представлена системой главного корня и придаточными корнями, развивающимися на гипокотиле и основании главного побега и побегов второго—пятого порядков. Система главного корня теряет значение в середине лета первого года жизни растения; придаточные корни в течение последующих лет постепенно сменяют друг друга, причем их количество и размеры являются наибольшими на второй год жизни.

По окончании плодоношения цветоносная часть побегов отмирает. Процесс отмирания тканей постепенно распространяется на основание побегов, разрушая его. Основание главного побега отмирает в конце второго—начале третьего года жизни, в результате чего растение перестает существовать как единый организм и в дальнейшем представляет собой сообщество обособленных побегов, сохраняющих очертания куста. Такие побеги сохраняют обычный ритм развития, т. е. проходят фазы развития одновременно с более молодыми растениями.

Ослабление роста годичных побегов и энергии развития начиная с третьего года жизни — следствие старения растения.

Растения, выращенные от различных сроков посева (25 апреля, 25 мая и 25 июня), несмотря на значительные возрастные и морфологические различия, зацветают одновременно. Это дает возможность рекомендовать более ранний срок посева как наилучший при условии обеспечения растениям хорошей зимовки. При поздних сроках посева необходимо уменьшить площадь питания при высадке растений в цветники.

В парках участки, занятые незабудкой, можно использовать в течение многих лет, постепенно заменяя материнские растения самосевом, который, однако, требует специальных приемов культуры.

Литература

Гладцынов М. Н. (1952). Семена и плоды декоративных растений. — Киселев Г. Е. (1949). Цветоводство. — Кичупов Н. И. (1936). Многолетники. — Матвеев С. И. (1960). Незабудки. Цветоводство, 5. — Регель Э. (1885). — Однолетние и двухлетние цветущие растения. — Флора СССР, XIX. (1953). —

Харузин А. И. (1928). Грунтовое цветоводство. — Foerster K. (1956). Der Steingarten der sieben Jahreszeiten. — Knuth P. (1898—1899). Handbuch der Blutenbiologie, I—II. — Matzner E. (1958). Das Steingartenbuch.

Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева, Москва.

(Получено 14 XI 1960).

Н. Н. Герасименко

ИЗМЕНЧИВОСТЬ У *DATURA* В ОТНОШЕНИИ СОДЕРЖАНИЯ АЛКАЛОИДОВ

Род *Datura* насчитывает 24 вида, из них 14 — древовидные растения и 10 — травянистые (Safford, 1921).

Виды дурмана издавна используются в народной медицине Мексики, Индии и Китая в качестве наркотических, болеутоляющих и противоастматических средств. В настоящее время некоторые виды являются официнальными растениями. Так, листья *D. stramonium* L. официнальны почти во всех странах, а семена — в Чили, Польше, Португалии и Швейцарии; трава *D. arborea* L. — в Мексике; семена *D. metel* L. — в Индии и, наконец, трава *D. meteloides* DC. — в Венесуэле.

Своим применением в медицине различные виды *Datura* обязаны содержащимся в них алкалоидам. В них обнаружены преимущественно l-гиосциамин (или его изомер атропин) и скополамин, реже другие алкалоиды.

В нашей коллекции находились травянистые виды рода *Datura*, из группы древовидных был лишь один вид *D. arborea* L., используемый в южных районах СССР в качестве лекарственного растения.

В настоящей статье мы уделили внимание биологии и химическому составу травянистых растений рода главным образом в связи с поисками растений, содержащих алкалоид скополамин.

Коллекция различных видов *Datura* выращивалась нами в Подмосковье и в Крыму (Симферополь). Результаты испытания растений в условиях Подмосковья были опубликованы ранее (Герасименко и др., 1953), в настоящем сообщении приводятся результаты испытания растений в условиях Крыма. Последние более соответствуют биологии этих теплолюбивых растений, и, кроме того, в испытании находился более широкий видовой состав.

Растения выращивались с помощью посева семян непосредственно в грунт. В качестве сырья убирались листья (7 VIII) или, кроме того, и плоды (17 IX). Химические анализы проводились по методу Н. И. Либизова (1953 г.). В табл. 1. приводятся результаты химического исследования.

Видовая изменчивость у рода *Datura* в отношении общего содержания алкалоидов значительна. Колебание в содержании алкалоидов в листьях составляет от 0.096% у наиболее бедного алкалоидами вида *D. quercifolia* H. B. K., до 0.546% у одной из форм *D. stramonium* L. Большие колебания наблюдаются также внутри вида, для *D. stramonium* L. оно составило от 0.174 до 0.546%, для *D. metel* L. от 0.283 до 0.390%.

Если поставить данные общего содержания алкалоидов в листьях в нисходящий ряд, то можно легко заметить, что рядом окажутся формы весьма далекие по своему родству. Поэтому мы считаем, что общее содержание алкалоидов у рода *Datura* не может служить видовым признаком. Значение видового признака может иметь только качественный состав алкалоидов, но, к сожалению, он еще недостаточно изучен.

На основании наших данных можно лишь сказать, что типичные скополаминные виды характерны для секции *Dutra*, а гиосциаминные растения сосредоточены в секции *Stramonium*. По Морицу (Moritz, 1936), основным алкалоидом *D. stramonium* L. является l-гиосциамин, а побочными скополамин и, возможно, атропин, тогда как основным алкалоидом *D. metel* L. является скополамин, а побочными — гиосциамин, норгиосциамин и атропин.

Скополамин сосредоточен преимущественно в плодах, разделяемых обычно на два вида сырья: семена и коробочки, лишенные семян. Самым высоким содержанием скополамина в семенах (0.547%) отличается фиолетовоцветковая махровая разновидность *D. metel* L., называемая часто *D. fastuosa* L., затем следует белоцветковая разновидность *D. metel* L. (= *D. alba* Nees) и виды *D. innoxia* Mill. и *D. meteloides* DC. При этом, в общем содержании алкалоидов, добываемых из семян, скополамин занимает основное место (у *D. innoxia* Mill. 64%, у *D. meteloides* DC. 66% и у *D. metel* L. 59—65%).

ТАБЛИЦА 1

Содержание алкалоидов и скополамина в различных формах *Datura*

Секции, виды и разновидности	Число дней вегетации до начала созревания семян	Исследуемая часть растения	Содержание алкалоидов (в % на абсолютно сухой вес сырья)	
			сумма	в том числе скополамин
Секция *Ceratocaulis* Bernh.				
Datura ceratocaula Ort.	104	Листья	0.183	—
Секция *Dutra* Bernh.				
D. metel L. var. *fastuosa* (= *D. fastuosa* L.)	123	Листья	0.390	0.098
		Семена	0.919	0.574
		Коробочки	0.470	0.139
D. metel L. var. *metel* (= *D. alba* Nees)	159	Листья	0.283	0.072
		Семена	0.824	0.532
		Коробочки	0.490	0.269
D. metel L. var. *violacea* hort.	132	Листья	0.338	0.084
		Семена	0.648	0.384
		Коробочки	0.270	0.180
D. innoxia Mill.	111	Листья	0.383	0.126
		Семена	0.620	0.398
		Коробочки	0.564	0.322
D. meteloides DC.	109	Листья	0.379	0.115
		Семена	0.503	0.333
		Коробочки	0.430	0.241
D. leichhardtii F. Müell.	86	Листья	0.369	—
		Коробочки	0.371	—
Секция *Stramonium* Bernh.				
D. stramonium L. var. *stramonium*	90	Листья	0.307	0.021
var. *violacea* (= *D. tatula* non L. auct.)	89	»	0.300	0.021
var. *inermis* (= *D. inermis* Jacq.)	96	»	0.383	0.033
var. *tatula* (= *D. tatula* L.)	102	»	0.546	0.058
var. *gigantea* hort.	101	»	0.437	—
var. *bernhardii* Lund.	87	»	0.174	—
D. ferox L.	89	»	0.130	0.024
D. quercifolia H. B. K.	83	»	0.096	0.021

Виды секции *Stramonium* бедны скополамином, по исключительно высоким содержанием суммы алкалоидов выделяются некоторые разновидности *D. stramonium* L. : var. *tatula* 0.546, var. *gigantea* 0.437 и var. *inermis* 0.383%.

Формы *Datura*, обладающие высоким содержанием алкалоидов, были изучены более тщательно. Кроме относительного (процентного) содержания алкалоидов, определялись урожаи растений и выход алкалоидов.

Из группы скополаминных видов изучались *D. innoxia* Mill., *D. meteloides* DC. и три разновидности *D. metel* L. (табл. 2).

По урожаю плодов и выходу скополамина из них первое место принадлежит виду *D. innoxia* Mill., затем следуют *D. meteloides* DC. и разновидности *D. metel* L. Последние, являясь позднеспелыми растениями, приносят низкий урожай плодов и, несмотря на высокое относительное содержание скополамина, не представляют практического интереса в условиях нашего климата. Вид *D. innoxia* Mill., обладающий высоким относительным и абсолютным содержанием скополамина, а также высоким урожаем плодов, представляет практический интерес в качестве скополаминного сырья.

Были испытаны также наиболее высокоалкалоидные разновидности *D. stramonium* в сравнении с типичной разновидностью, распространенной в пределах СССР в естественном состоянии (табл. 3).

ТАБЛИЦА 2

Урожай листьев и плодов, содержание и выход скополамина у некоторых видов *Datura*

Виды или разновидности	Исследуемая часть растения	Вес воздушно-сухого сырья с 1 растения (в г)	Содержание алкалоидов (в % на воздушно-сухой вес сырья)		Выход скополамина с плодов 1 растения (в г)
			сумма	в том числе скополамин	
D. innoxia Mill.	Листья	21.6	0.34	0.11	0.463
	Семена	95.1	0.56	0.36	
	Коробочки	43.2	0.50	0.28	
D. meteloides DC.	Листья	23.7	0.34	0.10	0.333
	Семена	33.9	0.46	0.30	
	Коробочки	38.5	0.38	0.21	
D. metel L. var. *fastuosa*	Листья	30.2	0.36	0.09	0.065
	Семена	8.7	0.82	0.52	
	Коробочки	12.5	0.42	0.16	
D. metel L. var. *metel*	Листья	31.1	0.26	0.067	0.259
	Семена	33.0	0.74	0.47	
	Коробочки	43.4	0.45	0.24	
D. metel L. var. *violacea*	Листья	28.2	0.31	0.077	0.147
	Семена	27.9	0.58	0.34	
	Коробочки	32.8	0.24	0.16	

Бесшипная, фиолетовоцветковая (var. *godronii*) и гигантская белоцветковая (var. *gigantea*) разновидности дурмана обыкновенного имеют и более высокий урожай листьев и более высокое содержание алкалоидов в них, по сравнению с типичной разновидностью. Кроме того, они обладают и другими полезными свойствами, первая имеет плоды без шипов и во время засухи меньше сбрасывает листьев, а вторая имеет крупные листья и приносит мало семян. Семена дурманов не нашли у нас пока никакого применения, исключая посевные цели, и высокая их урожайность приводит только к засорению полей.

ТАБЛИЦА 3

Урожай листьев и семян и содержание алкалоидов в листьях некоторых разновидностей *Datura stramonium* L.

Разновидности	Урожай в ц га		Содержание алкалоидов в листьях (в % на воздушно-сухой вес сырья)
	листьев	семян	
var. *stramonium*	5.71	10.42	0.34
var. *godronii* hort.	9.66	9.79	0.48
var. *gigantea* hort.	10.88	0.91	0.48

Листья указанных выше разновидностей *D. stramonium* L. могут найти применение в медицине для изготовления галеновых препаратов (астматола) и заменяет менее ценную типичную разновидность. С этой целью они используются во Франции (Крейер, 1937) и Индии (Kapoor и др., 1953). В естественном состоянии в пределах СССР они не встречаются, но могут быть использованы при введении их в культуру.

Литература

Герасименко И. И., Н. И. Либизов, Б. С. Никольская и Ф. А. Сацыперов. (1953). Дурман индейский. — Крейер Г. К. (1937). Главнейшие возделываемые в СССР лекарственные растения, I. — Eisenhut F. (1953). Eine *Datura stramonium* — Neusucht mit hoher Ertragsleistung. Pharmazie, 8. — Kapoor L. D., K. L. Handa, J. C. Chopra. (1953). Cultivation of medical plants in Kashmir. Journ. sci. a. industr. research, 7. — Moritz O. (1936). — Einführung in die allgemeine Pharmakognosie. — Safford W. E. (1921). Synopsis of the genus *Datura*. Journ. of the Washington Acad. of sci., II, 8.

Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений, п/о ВИЛАР, Московской области.

(Получено 9 V 1960)

Е. С. Лескова

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ ЛОЖЕЧНИЦЫ АРКТИЧЕСКОЙ — НОВОГО ЛЕКАРСТВЕННОГО РАСТЕНИЯ С ГИПОТЕНЗИВНЫМ ДЕЙСТВИЕМ

Ложечница арктическая (*Cochlearia arctica* Schlecht.) — двулетнее растение из семейства крестоцветных, широко распространенное в арктической зоне Советского Союза. Это растение издавна применялось в народной медицине в качестве противоцынготного средства в виде свежей или консервированной травы (салаты), водного или винного настоя, эфирного масла, полученного при перегонке травы (см. «Литература»). Химический состав ложечницы в достаточной степени не изучен. Имеются указания (Wehmer, 1911) о том, что трава содержит гликозид глюкокохлеарин, дубильные вещества, фермент мирозин, рафанол, ложечное масло. В семенах обнаружен изопропилизотиоцианат, 2-бутилизотиоцианат (Kiaer Anders, J. Conti, 1953 г.) глюкозид, декстроза, фермент мирозин и масло, идентичное маслу травы; в корнях найдена сахароза (Wehmer, 1911). По данным А. И. Баньковского и Н. П. Ануфриевой (1950), семена содержат алкалоиды, в траве найден витамин С (0.13—0.21 мг%).

Исследования, проведенные в отделе химии Всесоюзного н.-и. института лекарственных и ароматических растений (ВИЛАР) (В. И. Муравьева), показали, что трава ложечницы содержит 0.3% суммы алкалоидов. Тартрат алкалоида № 1, испытанный фармакологически (А. И. Лесков), дает стойкое снижение кровяного давления длительностью в 3—4 часа, не оказывает влияния на холинергические, адренергические и биохимические системы организма, не обладает противогистаминным, миотическим и мидриатическим действием и представляет интерес для изучения в качестве гипотензивного средства.

Как перспективное растение ложечница арктическая была интродуцирована в отделе ботаники ВИЛАРа. Введение в культуру ложечницы потребовало предварительного изучения биологии прорастания семян. Исследования семян ложечницы показали, что они имеют овальную форму с мелкобугорчатой поверхностью. Размеры семян ложечницы приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Размеры семян ложечницы арктической в зависимости от фракции семян (в мм)

Происхождение семян	Повторность	Фракции семян	
		крупные	мелкие
		длина/ширина	
Канада, репродукция ВИЛАРа	I	1.77/1.35	1.51/0.98
	II	1.78/1.31	1.52/1.00
Среднее из двух повторностей	—	1.77/1.33	1.51/0.99

Как видно из приведенных в табл. 1 данных, семена ложечницы по своим размерам сравнительно небольшие, их длина 1.77—1.51 мм, ширина 1.33—0.99 мм. Вес 1000 штук семян различного происхождения представлен в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Вес 1000 штук семян ложечницы (в г)

Происхождение семян	Повторность	Фракции семян	
		крупные	мелкие
Канада, репродукция ВИЛАРа.	I	0.72	0.52
	II	0.74	0.50
	III	0.71	—
Среднее из повторностей	—	0.72	0.51
Острова Белого моря (сбор П. С. Парфентьевой).	I	0.60	0.16
	II	0.56	0.14
Среднее из повторностей	—	0.58	0.15

Из данных таблицы следует, что семена культивируемой ложечницы (Канада, репродукция ВИЛАРа) имеют вес 1000 штук 0.51—0.72 г, в зависимости от фракции. Семена с дикорастущих растений (острова Белого моря) значительно мельче и имеют вес 0.58—0.15 г.

Для установления оптимальных условий прорастания семена проращивались в разных условиях температуры и освещения. Проращивание проводилось на фильтровальной бумаге с ватой в чашках Петри, повторность — двукратная, в каждой повторности было по 50 штук семян. Результаты приведены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Всхожесть семян ложечницы в разных условиях проращивания

Варианты опыта	Число проросших семян												Всхожесть (в %)
	дни												
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	14	15	16	
5°, свет	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8°, свет	3	18	10	11	—	4	1	—	—	—	—	—	94
10°, свет	1	36	12	—	—	—	1	—	—	—	—	—	100
15—20°, свет	29	18	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	98
15—20°, темнота . . .	41	8	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100
20—30°, свет	1	18	1	1	—	5	1	3	2	2	1	1	92

Минимальная температура, при которой происходит прорастание семян, — 8°. При более низкой температуре (5°) прорастание семян не наблюдается. При 10° значительно увеличивается число проросших семян в первые дни, по сравнению с проращиванием при температуре 8°. Максимум проросших семян при 8 и 10° приходится на второй день, длительность прорастания — 8 дней. Дальнейшее повышение температуры до 15—20° сокращает период прорастания семян до четырех дней с наибольшим числом проросших семян на второй день. С повышением температуры до 20—30° наблюдается угнетение процесса прорастания: срок прорастания удлиняется до 16 дней, наибольшая энергия прорастания снова приходится на третий (а не на второй) день.

Период послеуборочного дозревания семян оказывает существенное влияние на процесс прорастания. Для определения длительности послеуборочного дозревания свежесобранные семена закладывались на проращивание примерно через каждые 3 дня. Результаты опыта приведены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Всхожесть семян ложечницы арктической

Дата сбора семян	Дата закладки	Количество дней от закладки до начала прорастания	Длительность прорастания (дней)	Энергия прорастания (в днях)	Всхожесть (в %)
26 VI	26 VI	45	76		84
	29 VI	42	73		90
	11 VII	37	57		84
	21 VII	21	50	Не выражена	80
	29 VII	17	44		88
	1 VIII	4	40		92
	17 VIII	3	25		76
	21 VIII	2	19	1	77
	25 VIII	2	5	2	92
	29 VIII	2	5	1	98

Из анализа приведенных данных видно, что первое прорастание семян ложечницы наблюдается на сорок пятый день после сбора семян. Но длительность прорастания у этого варианта чрезвычайно растянута и достигает 76 дней. Значительная растянутость периода прорастания свидетельствует о незаконченности периода послеуборочного дозревания. Более позднее проращивание семян, имевших, следовательно, более длительный период послеуборочного дозревания, сокращает длительность прорастания, и семена, заложенные 29 VIII, имеют наиболее благоприятные показатели: всходы у семян появляются на второй день с выраженной энергией на первый день и всхожестью в 98%. Следовательно, длительность всего физиологического процесса дозревания семян у ложечницы определяется в 64 дня.

Определение сохранения жизнеспособности семян ложечницы, в зависимости от сроков хранения, было проведено на двух образцах: образец с 8-летним и образец с 4-летним периодом хранения. Методика определения всхожести была обычная. Оказалось, что семена ложечницы сохраняют сравнительно высокую всхожесть в течение длительного времени: при хранении в течение четырех лет всхожесть их составляет 68% и в течение восьми лет 60%. Практически такие семена могут быть использованы для посевов.

Для установления лучших сроков и способов грунтового посева и учета продуктивности был заложен опыт на интродукционном участке Ботанического сада ВИЛАРа, имеющем суглинистую почву. Обработка почвы состояла из глубокой вспашки осенью на глубину 22—25 см, весенней культивации и маркировки. В качестве удобрений вносились: навоз из расчета 60 т/га под предшествующую культуру. Весной при культивации вносили полное минеральное удобрение из расчета $N_{45}P_{60}K_{45}$. Посев производился рядовым способом в бороздки 4—5 см глубиной, с расстоянием между рядками 60 см. Норма высева семян 8 кг/га. Заделка семян производилась торфокрошкой слоем 0.4—0.5 см. В полевых условиях при весенних и летних посевах ложечница дает хорошие всходы. В первый год жизни ложечница обычно развивает розетку прикорневых листьев, как это наблюдается и в природе. Цветение и плодоношение происходит на второй год жизни. Прохождение отдельных фаз у растений II года жизни показано в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Фенофазы ложечницы арктической

Дата посева	Появление всходов	Характеристика всходов	Появление настоящих листьев	Весеннее отрастание	Бутонизация		Цветение		Созревание семян		Конец вегетации
					начало	массовая	начало	массовое	начало	массовое	
28 VII 1958	18 VIII	Хорошие	30 VIII	10 IV 1959	13 IV	20 IV	28 IV	4 V	6 VI	25 VI	30 VI

Просматривая приведенные данные следует отметить, что весь процесс развития у ложечницы с момента весеннего отрастания до созревания проходит довольно быстро, с созреванием семян происходит одновременно отмирание растения.

Учет мощности развития растений I и II года жизни был произведен путем измерения диаметра и высоты розетки на закрепленных метровках. Повторность опыта была двукратная.

Растения уже в I год жизни в фазе розетки образовали довольно мощную розетку, диаметром в 23.75 см и высотой 20 см. На II год жизни растения в фазе цветения имеют высоту 32 см и диаметр 33 см.

У растений I и II года жизни было проведено сравнение урожая товарной продукции при однократном и двукратном срезе. При однократном срезе 27 IX получен урожай воздушно-сухой надземной массы 10 кг с площади 100 м², при двукратном срезе, 16 VIII и 26 IX —15.88 кг. Следовательно, в случае уборки ложечницы на товарную продукцию в I год жизни целесообразнее проводить двукратный срез.

При уборке ложечницы на II год жизни не следует производить среза ложечницы в I год, так как в этом случае происходит сильное истощение растений, отражающееся на развитии и продуктивности двулетних растений. Опыт показал, что при уборке двулетних растений целесообразнее проводить трехкратный сбор товарной продукции (в нашем опыте даты среза — 18 V, 1 VII и 13 XI), обеспечивающий наибольший урожай — 23.59 кг с площади 100 м². После среза растений необходимо проводить рыхление междурядий и подкормку, что способствует быстрейшему отрастанию растений.

Урожай семян в 1959 г. составил 1.86 кг со 100 м².

На основании изучения биологических особенностей и первичных приемов введения в культуру могут быть сделаны следующие выводы.

1. Ложечница арктическая — двулетнее растение, развивающее в I год жизни только розетку прикорневых листьев. Цветение и плодоношение начинается у растений на II году жизни.

2. Развитие ложечницы на II году жизни с момента весеннего отрастания до созревания семян составляет 2.5 месяца. В этот период происходит усиленное разрастание розеточных листьев и выгонка цветоносных стеблей. Массовая бутонизация наблюдается в 1 декаде мая. цветение 25 мая, созревание в июне.

3. Семена ложечницы принадлежат к числу легко прорастающих, минимальная температура прорастания 8°, оптимальная 15—20°. Свежесобранные семена имеют послеуборочный период дозревания, равный приблизительно 64 дням.

4. Учет товарной продукции показал, что при однократном срезе в I год жизни в фазе розетки урожай надземной массы составляет 10 кг со 100 м², при двукратной уборке — 15.88 кг. Продуктивность на II год жизни при трехкратном срезе составляет 23.59 кг со 100 м², урожай семян — 1.86 кг со 100 м².

5. Освоение культуры ложечницы как нового перспективного лекарственного растения с гипотензивным действием не составит затруднений для специализированных хозяйств.

Литература

(Аноним). (1871). Целебные силы природы. — Баньковский А. И., Н. П. Ануфриева. (1950). Исследование семян растений, применяемых в народной медицине, на содержание в них алкалоидов. Тр. ВИЛАР, X. — Дерикер В. (1866). Сборник народноврачебных средств, знахарями в России употребляемых. — Трапп Ю. (1868). Руководство к фармакогнозии. — Щеглов Н. (1828). Хозяйственная ботаника, заключающая в себе описания и изображения полезных и вредных растений для человека, II. — Kjaer Anders, Josef Conti. (1953). Isothiocyanantes. V. The occurence of isopropyl isothiocyanante in seeds and fresh plants of various *Cruciferae*. Acta chem. scand., 76 : 1011—1012. — Wehmer. (1911). Die Pflanzenstoffe.

Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений, п/о ВИЛАР Московской обл.

(Получено 7 IX 1960).

Разык Худайберганов

АЛКОР — МАЛОИЗВЕСТНОЕ ПРЯНОЕ РАСТЕНИЕ

Алкор — *Athamantha macrophylla* (Rgl. et Schmalh.) E. Kor. (=*Seseli macrophyllum* Rgl. et Schmalh.) относится к сем. Зонтичных (*Umbelliferae*). Это — многолетнее крупное (до 1—1.5 м выс.) растение с толстым стержневым корнем до 6 см в поперечнике и многоголовой корневой шейкой, покрытой волокнистыми остатками прикорневых листьев.

Алкор цветет в июне—июле; плодоносит в августе и сентябре. Алкор произрастает среди кустарников, на каменистых, преимущественно северных склонах и осыпях в Ташкентской, Ферганской, Самаркандской и Сурхан-Дарьинской областях Узбекской ССР, на высотах от 1500—1570 до 2800 м над ур. м.

Алкор обильно встречается в Сурхан-Дарьинской области, особенно в Сары-Ассийском районе. где мы и проводили наблюдения над ним. Жители многих кишлаков этой области хорошо знают алкор и издавна широко используют его в пищу в качестве пряности, а также против порчи в летнее время масло-молочных продуктов. Измельченные в сыром виде листья верхней части стебля и соцветия добавляют в сливочное масло, простоквашу, молоко, чалоп (напиток, приготовляемый из молока), сюзьму, сыр (курт) и т. д. Замечательным свойством алкора является то, что при добавлении листьев, измельченных соцветий или семян молочные продукта на юге в условиях высокой летней температуры не подвергаются брожению в течение 15—20 дней, не теряя при этом своей свежести и вкуса.

Наши опыты засолки некоторых овощей (огурцов, помидоров, капусты) с добавлением сушенных на солнце и в тени листьев и соцветий алкора дали хорошие результаты. Кроме вышеупомянутых овощей хорошие результаты получаются при засолке яблок, дынь, арбузов с добавлением алкора. Овощи и фрукты получают при этом приятный пряный запах.

Опыты показали, что листья и другие части алкора, высушенные на солнце, не теряют специфический для него приятный запах. Ценно в алкоре еще и то, что растение это многолетнее, крупное и дает много как надземной массы, так и подземной (корень). Алкор можно разводить на неудобных для полеводства каменистых склонах и осыпях. Мы уверены, что при дальнейшем детальном изучении алкора он найдет широкое применение в консервной промышленности как пряность и как препарат, предохраняющий от порчи масло-молочные продукты при их хранении.

Литература

Коровин Е. П. (1959). Сем. *Umbelliferae* — Зонтичные. В кн. «Флора Узбекистана», IV. — Шишкин Б. К. (1950). Сем. Зонтичные — *Umbelliferae*. В кн. «Флора СССР», XVI.

Ташкентский педагогический институт.

(Получено 20 XI 1960).

Е. И. Бурдонов

К ТЕРМИНОЛОГИИ ВИВИПАРНЫХ ЛУКОВ

В учебниках по ботанике, по овощеводству, а равно и в специальной литературе различные авторы очень далеки от единой терминологии органов размножения вивипарных луков, а многие из них, особенно в последнее время, вводят все новые и новые термины.

В нижеследующей сводке мы сопоставляем термины. применяемые разными авторами для обозначения одних и тех же органов вегетативного размножения вивипарных луков (в скобках годы публикаций):

Надземные органы	Подземные органы	Авторы
Выводковые луковички.	—	Р. Веттштейн (1912); В. В. Алехин, М. И. Голенкин, Н. А. Комарницкий и др. (1937).
Выводковые почки.	—	Р. И. Шредер (1909); Н. П. Кренке (1950).
Луковички.	Замещающие луковицы.	П. М. Жуковский (1949).
Пристеблевые луковицы (воздушные, севок).	Пристеблевые (почвенные) луковицы.	Д. А. Наумов (1951).
—	Луковицы возобновления.	И. Г. Серебряков (1952).

Пристеблевые воздушные луковицы.	Прикорневые пристеблевые луковицы.	Г. С. Лубенец (1956).
Воздушные луковицы (бульбочки).	Прикорневые луковицы.	Н. И. Ершов (1956).
Стрелочные луковицы.	Подземные луковицы.	Н. Г. Антипенко (1957).
Выводковые луковички.	Замещающие луковицы.	Е. И. Бурдонов (1958).

Многочисленность дублирующих друг друга терминов затрудняет работу исследователей. Необходимо создание единой, наиболее точной терминологии.

По нашему мнению, наилучшим термином, обозначающим надземные органы вегетативного размножения, следует считать термин «выводковые луковички». Этот термин указывает на их биологическую (стадийную) молодость (выводок). В отношении подземных органов размножения следует принять термин «замещающая луковица», что указывает не только на ее биологическую роль, но также и на ее положение по отношению к материнской луковице.

Великолукский
сельскохозяйственный институт.

(Получено 25 VII 1960).

П. Л. Львов

К НАХОЖДЕНИЮ *NECTAROSCORDUM TRIPEDALE* (TRAUTV.) GROSSH. В ДЕЛЬТЕ РЕКИ САМУР

С 1 рисунком

Как известно, классическим местонахождением очень редкого для флоры Кавказа *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh. (=*Allium tripedale* Trautv.) является Исти-Су в Даралагёзе Нахичеванской АССР («Флора СССР», IV, 1935 : 279; Гроссгейм, Флора Кавказа, II, 1940 : 110; Гроссгейм, Определитель растений Кавказа, 1949 : 611; Флора Азербайджана, IV, 1952 : 132—133). В указанном районе нектароскордум трехфутовый произрастает в расселинах скал в среднем и верхнем горных поясах.

Обнаружение нектароскордума в Дагестане и необходимость уточнения ареала этого редкого и эндемичного средиземноморского растения побуждают нас опубликовать настоящую заметку; сообщаемые в ней данные представляют определенный ботанико-географический и экологический интерес.

Впервые *Nectaroscordum tripedale* был обнаружен нами в дельте р. Самур в густом тенистом лесу 25 мая 1955 г. Тогда были собраны плодоносящие экземпляры нектароскордума. Вторично это растение в стадии отцветания наблюдалось в том же лесу 9 июня 1960 г. Благодаря произведенным сборам растение легко удалось определить.

В связи с тем, что нектароскордум растет в дельте р. Самур в иных экологических условиях, чем в расселинах скал Нахичеванской АССР и обнаружен на весьма ограниченной территории, равной примерно одному гектару, нами было произведено описание ассоциации растительности с участием названного растения.

В дельте р. Самур развиты низовые пойменные лиановые леса. Их появление и развитие в условиях сухого субтропического климата обусловлено местным гидрологическим режимом. Эта территория изрезана многочисленными ручьями и речками; в ряде мест подрусловые воды выходят на поверхность в виде ключей. Такой водный режим обеспечивает увлажнение почвы, хотя атмосферных осадков выпадает мало (около 350 мм).

Почвы данной местности характеризуются А. С. Солдатовым (1956) как пойменные карбонатные и выщелоченные (под лесом), глинистые и суглинистые на отложениях суглинистого и глинистого состава, подстилаемых песком и галечником.

Nectaroscordum tripedale отмечен в дельте Самура Дагестанской АССР Магарамкентского района в грабово-ясеневом лесу, расположенном в 1 км к юго-западу от восьмилетней школы Самурского рыбхоза и в 1.5—2 км от берега Каспийского моря. Приводим описание ассоциации с *Nectaroscordum tripedale*, произведенное 9 июня 1960 г.

Название ассоциации: Fraxinus excelsior+Carpinus caucasica+Svida australis+Nectaroscordum tripedale+Euphorbia amygdaloides.

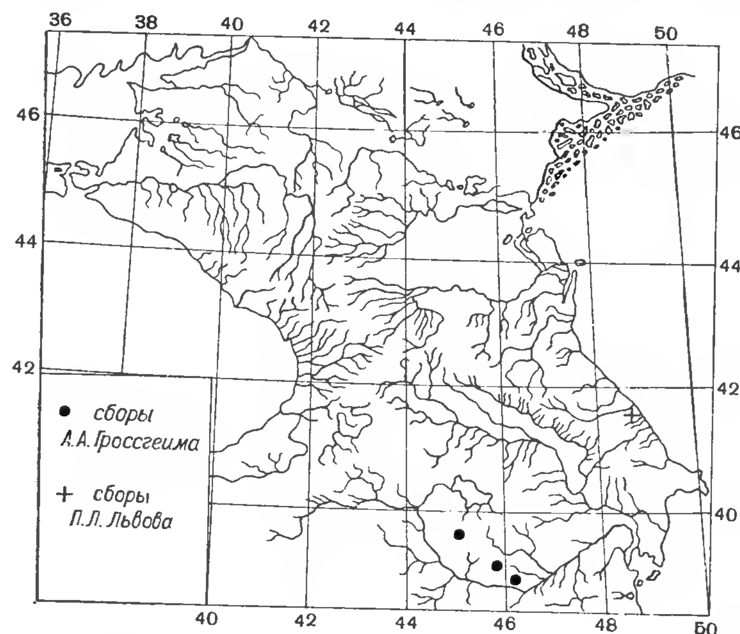
Растения	Обилие	Фенофаза	Средняя высота (в м для деревьев, в см для трав)	Средний диаметр (в см)	Средний возраст (лет)
Древесный ярус (сомкнутость крон 0.7—0.8)					
Fraxinus excelsior L.	soc.	Плодоносит	20	26	50
Carpinus caucasica (L.) Grossh.	cop.	»	18	45	70
Acer campestre L.	cop.	»	25	25	60
Alnus barbata C.A.M.	sol.	Вегетирует	22	35	60
Во втором пологе (сомкнутость крон второго полога 0.2)					
Corylus avellana L.	cop.	Вегетирует	13	16	50
Prunus divaricata Ldb.	sol.	Плодоносит	12	18	60
Кустарниковый ярус					
Svida australis (C.A.M) Pojark.	cop.$_1$	Отцветает	4	4	15
Crataegus kyrtostyla Fing.	sp.	Цветет	5	7	17
Mespilus germanica L.	sp.	Плодоносит	2	2	11
Euonymus europaeus L.	sol.	»	2	1	5
Лианы					
Hedera pastuchowii G. Wor.	cop.$_1$	Вегетирует	10	—	—
Vitis silvestris Gmel.	sp.	Плодоносит	15	—	—
Травянистый ярус (общее покрытие 40%)					
Nectaroscordum tripedale (Trautv.) Grossh.	cop.$_2$	Отцветает	80—112	—	—
Euphorbia amygdaloides L.	cop.$_1$	»	50—60	—	—
Circaea lutetiana L.	sp.	Цветет	35—40	—	—
Sanicula europaea L.	cop.$_1$	»	40—50	—	—
Poa nemoralis L.	cop.$_1$	»	35—40	—	—
Geum urbanum L.	cop.$_2$	»	50—60	—	—
Galium aparine L.	cop.$_1$	Плодоносит	80	—	—
Alliaria officinalis Andr.	sol.	Цветет	15—20	—	—
Cynoglossum germanicum Jacq.	sol.	»	70—90	—	—
Sambucus ebulus L.	cop.$_2$	Вегетирует	90	—	—
Rumex obtusifolius L.	cop.$_1$	Плодоносит	80	—	—
Viola silvestris Lam.	sol.	»	20	—	—

Таковы экологические условия и растительное окружение, в котором встречается *Nectaroscordum tripedale* в Дагестане. Как можно судить, совершенно в ином растительном окружении обитает наше растение в расселинах скал в Нахичеванской АССР в верхнем поясе. Это свидетельствует, что нектароскордум встречается в очень различных условиях среды.

Из приведенной схемы распространения (см. рисунок) видно, что Самурское местонахождение нектароскордума оторвано, удалено от его местообитания в Нахичеванской АССР на расстояние более 300 км. Быть может причину этого явления нужно видеть в неполной флористической обследованности ряда районов Кавказа, в том числе Азербайджана и в особенности Дагестана. Так, несмотря на достаточную изученность, например, флоры Азербайджана и, в частности, Апшерона (Гроссгейм, 1946), даже на Апшероне ежегодно выявляются все новые и новые виды растений (Агаджанов, 1955, 1959, 1960; Алиев, 1958). К тому же распространение нектароскордума трехфутового, там где он встречается, очень ограничено территориально, что видно на примере распространения его в дельте р. Самур, где растение занимает около 1 гектара площади.

Однако такое ограниченное распространение нектароскордума в дельте Самура скорее всего объясняется деятельностью человека. Здесь ежегодно вырубаются большие делянки леса, освободившиеся из-под леса участки заселяются различными новыми растениями, а тенелюбивые, в том числе *Nectaroscordum tripedale* — вымирают. Мы полагаем, что в этом и заключается основная причина ненахождения нектароскордума между Нахичеванской АССР и Дагестаном.

Во «Флоре СССР» описываемое растение рассматривается монографом А. И. Введенским как *Allium tripedale* Trautv. Он пишет, что род *Allium* является очень искусственной группой, с весьма искусственным делением на секции. Что это так, мы убедились при определении наших сборов. Так, для секции *Nectaroscordum*, наряду с другими признаками, будто бы характерна одиночная луковица (Введенский, 1935 : 279). Нами же собраны экземпляры *Nectaroscordum* как с одиночными луковицами, так и с 2—3 боковыми луковичками.



Распространение *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh. на Кавказе.

● — сборы А. А. Гроссгейма; + — сборы П. Л. Львова.

Литература

Агаджанов С. Д. (1955). О новых и редких видах растений для Апшерона. Уч. зап. АГУ, 6. — Агаджанов С. Д. (1959). Некоторые новые и редкие для флоры Азербайджана виды растений. Уч. зап. АГУ, 3. — Агаджанов С. Д. (1960). О нахождении рдеста гребенчатого и василька прижатого на Апшероне. Уч. зап. АГУ, 1. — Алиев Д. А. (1958). К растительности влажных местообитаний Апшерона. Уч. зап. АГУ, 1. — Алиев Д. А. (1958). Растительность заболоченных, водных и влажных местообитаний Апшерона. Уч. зап. АГУ, 2. — Введенский А. И. (1935). Род лук — *Allium*. Флора СССР, IV. — Гроссгейм А. А. (1940). Флора Кавказа, II. — Гроссгейм А. А. (1946). Задачи флористического исследования Кавказа. Сов. бот., 2. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Солдатов А. С. (1956). Почвенная карта Дагестанской АССР. — Флора Азербайджана. (1952). IV.

Дагестанский государственный университет им. В. И. Ленина, г. Махачкала.

(Получено 9 XI 1960).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

ОТВЕТ КРИТИКУ

В «Ботаническом журнале» № 9 за 1960 г. опубликована большая критическая статья Л. Н. Васильевой о моей книге-альбоме «Грибы», изданной в 1959 г.

Критика большое и важное дело, но чтобы критиковать — надо самому хорошо знать предмет, в отношении которого взялся критиковать. Это первое и самое главное условие, которое, однако, в указанном случае, не было соблюдено.

Л. Н. Васильева допустила столько ошибок, сделала столько неправильных замечаний, не говоря уже о массе мелочных придирок, что возникает вопрос — как такая рецензия вообще могла быть написана, а затем и рекомендована к печати. Неприятное впечатление производит и «поучительный», развязный тон всей рецензии.

Ниже приводятся примеры этих ошибок и неправильных замечаний, сгруппированные по соответствующим разделам. Рассмотреть их все здесь не представляется возможным, поскольку это заняло бы слишком много места, да и не к чему, отмеченных примеров по 2—3 на каждый раздел вполне достаточно, чтобы судить о рецензии в целом.

Систематика и номенклатура. Стр. 1375. Л. Н. Васильева пишет: «Автор книги говорит, что к грибам относятся шляпочные грибы, трутовики. . . некоторые из паразитов животных и человека . . . Новая ли это классификация или автор . . . предпочитает не популяризацию. . . а вульгаризацию». — Автор книги в данном случае, конечно, ни о какой классификации не помышлял, а приводил лишь примеры разнообразия грибов, и предполагать здесь какую-то классификацию или вульгаризацию научных знаний нелепо.

Стр. 1376. «Поправляя» автора, критик сообщает, что у грабовика (*Krombholzia pseudoscabra*) мякоть на изломе не синеет, а «сереет», и что ножка у него не только вверху, а «вся снизу до верху с сетчатым рисунком, как это и изображено на рисунке художником». — Но, во-первых, в книге о мякоти грабовика сказано: «синеет как у осиновика», у осиновика же она иногда становится синей с красноватым, лиловатым или сероватым оттенком, а то и прямо синеет, лиловеет или становится серой; несмотря на это, обычно все говорят «синеет». То же самое происходит и с мякотью грабовика. Ясно, что критик для внесения своей «поправки» воспользовался каким-то недостаточным литературным источником, сам же в природе этого явления не наблюдал. Во-вторых, замечание о сеточке непонятно вообще. У грабовика ведь нет никакой сеточки на ножке. Если бы она была, то он не относился бы к тому роду, к которому он относится (*Krombholzia*). И, наконец, удивляет ссылка на рисунок, хотя никакого рисунка грабовика в моей книге нет, и вообще о нем сказано лишь вскользь при описании березовика.

В качестве «досадной погрешности» Васильева отмечает «отсутствие указания на чешуйчастость поверхности шляпки млечника серо-розового» (*Lactarius helvus*). — Но у него и на самом деле, чешуйчатости нет. Поверхность его шляпки гладковойлочная, иногда разбивается на участочки (см. монографическое описание этого вида у Нейгофа — Neuhoff, 1935 : 5).

«Совершенно непонятно, как мог автор альбома, занимающийся специально изучением трубчатых агариковых грибов, употребить неправильные латинские названия видов именно из этого семейства. Так, на стр. 14 дубовик крапчатый назван *Boletus erythropus* (Fr.) Pers., в действительности же он должен именоваться *B. queletii* Schulz. Так его называют все крупнейшие современные агарикологи: Зингер, Гейм, Кюнер, Пилат и др. Настоящий *B. erythropus* растет под пихтою». — Я нарочно выписал это замечание целиком. Оно очень характерно для всей рецензии Васильевой. В нем, что ни утверждение, то неправильность. Чтобы читатель мог сам судить — правильно или нет указано в книге латинское название для дубовика крапчатого, приведу здесь наиболее характерные признаки, отличающие его от *B. queletii*.

+Трубчатый слой обычно красный, ножка с мелкими красными чешуйками. . Д. крапчатый — *B. erythropus* (Fr.) Pers. (1825).

—Трубчатый слой обычно оранжевый, ножка гладкая. без чешуек. . . Д. Келе — *B. queletii* Schulz. [=*erythropus* Pers. (1796) non Fr.].

Из этой тезы и антитезы ясно видно, что описанный и изображенный в альбоме гриб относится именно к *B. erythropus* (Fr.) Pers. О том же говорит и русское название «дубовик крапчатый», поскольку у *B. queletii* нет никакого «крапа» на ножке. Точно так же эти два вида различаются и у всех вышеперечисленных зарубежных авторов; утверждая обратное, критик возводит на микологов напраслину. Утверждение, что *B. erythropus* растет только под пихтой, тоже неправильно. Этот вид, как пишут зарубежные микологи, встречается и в хвойных, и в лиственных лесах, в том числе и под пихтой. Я находил его часто в дубняках, без каких бы то ни было хвойных пород.

Из сказанного вытекает, что критик не знает этих двух видов, о которых взялся судить, и не разбирается в их номенклатуре. Дело в том, что *Boletus queletii* ранее тоже назывался *B. erythropus*, но это название было дано ему Персоном в 1796 г., т. е. до исходной даты номенклатуры, до появления труда Фриза в 1821 г. У Фриза же *B. erythropus* приведен в другом понимании, и позднее, в 1825 г., Персон характеризовал его точно так же, как Фриз, а не так, как он сам принимал его в 1796 г.

Возражение Васильевой против использования для грабовика калленбаховского видового эпитета *B. pseudoscaber*, как более позднего омонима, я считаю неправильным, потому что по статье 70 Международного кодекса ботанической номенклатуры труды, в которых не применялась последовательно бинарная номенклатура, не учитываются при выборе названий таксонов, а труд Секретана (Secretan, 1833), где был приведен впервые указанный эпитет, является именно таким.

Морфология, физиология, экология. Стр. 1375. Критик недоволен, что в книге: «Не пояснено, что такое гифа и не все гифы тонкие в плодовых телах». — Любопытно было бы спросить — какие же бывают там «толстые» гифы? Ведь, как бы толсты они ни были, все не более 20, максимум 30 μ, так что стоило ли говорить о толстых и тонких в такой популярной книге как наша, для читателей которой все они безусловно тонкие; характеристика гиф, я считаю, приведена в ней тоже достаточно ясная.

«Споры у трубчатых и пластинчатых грибов возникают не на стенках трубочек и не на поверхности пластинок, а на особых образованиях — базидиях. Эти последние располагаются на гифах, образующих стенки трубочек или пластинок». — Это описание критика непригодно для популярной книги! Кроме того, почему нельзя сказать, что споры образуются на стенках трубочек и на поверхности пластинок, если это указывается по отношению к плодовому телу? В флористических трудах, например, ведь часто можно прочесть: «цветки развиваются в пазухах листьев», без отметки, что они развиваются на цветоножках.

Критику не понравилась фраза: «Через некоторое время грибница начинает плодоносить — образовывать на поверхности почвы плодовые тела-грибы» — «Что значит «некоторое время»? Неделя, месяц, год» — спрашивает он. Однако, если его самого спросить об этом, то точнее тоже не скажет. Мало того. на стр. 1377 рецензии употреблено совершенно подобное же выражение по отношению к дождевикам: «их собирают для еды задолго до образования споровой массы». Как «задолго»? Мы также можем спросить: за неделю, месяц, год?

Л. Н. Васильева видит ошибку в том, что я иногда употребляю вместо «плодовое тело гриба» — «гриб». «Видимо, для автора это одно и то же» — говорит она. — На это я в свою очередь могу задать вопрос — а разве плодовое тело не относится к грибу? Разве не говорят «спилить дерево», хотя дерево это не только ствол и ветви, но и корни. Кроме того, Васильева и сама постоянно употребляет слово «гриб» в смысле «плодовое тело». Например: «Автор позаботился включить . . . разделы о заготовке и переработке грибов» . . . прекрасный для маринования гриб шампиньон» и т. д. Выходит, что и для критика «это одно и то же»!

Стр. 1377. Отмечается, что в книге неправильно указаны сроки роста масленика позднего — в мае—октябре и рыжика — в июне—октябре. По утверждению критика, оба гриба появляются только с августа. — Это можно объяснить только тем, что критик не собирал их в более ранние сроки, и не посмотрел соответствующих литературных источников, например статью Н. Н. Галахова «О плодоношении высших грибов» (Природа, № 7—8, 1938), где время роста для масленика указано с июня, для рыжика — с июля, а я собирал их еще ранее, в указанные выше сроки.

Русские названия грибов. Стр. 1736. Васильева отмечает, что гриб *Amanita caesarea* следует называть «кесарев», а не «цезарев», как в книге. — Однако критику здесь следует не упрекать автора книги, а наоборот, самому каяться. Дело в том, что в нескольких русских книгах *Amanita caesarea* действительно называли «кесарев гриб», но в недавнее время Васильева описала новый вид гриба — *Amanita caesareoides*, который по-русски назвала опять «кесарев гриб» (Васильева, 1950 : 35; 1951 : 22, 45). В результате получились 2 омонима. Учитывая эту ошибку Васильевой, а также то, что правила русской номенклатуры еще не установлены, что «кесарь» — устаревшее церковно-славянское слово, «кесарев гриб» — название книжное, придуманное, а не народное, я *Amanita caesarea* и назвал «цезаревым грибом», как его называют и в других славянских странах. Что касается русского названия для *Amanita caesareoides*, то не стоит узурпировать право автора, описавшего этот вид, — пусть он сам придумает ему соответствующее русское название, если уже дал латинское *caesareoides* — «подобный цезарю» (nomen barbarum).

Стр. 1377. О названии дождевика шиповатого в рецензии сказано: «Название «шиповатый» произвольно и не соответствует латинскому названию гриба». — Но таких произвольных названий очень много, и сам критик употребляет в этом смысле немало их, доказательством чего может служить хотя бы тот же вышеотмеченный «кесарев гриб» в применении к *Amanita caesareoides*! А, кроме того, данное замечание о дождевике не может относиться к автору книги, поскольку гриб этот назывался так во всей русской литературе.

Васильева считает, что «совершенно излишне» называть виды рода *Lycoperdon* дождевиками, а виды рода *Bovista* порховками, поскольку «в народе их все называют дождевиками». — Но в таком случае можно спросить Васильеву, — а как же поступить с родовыми названиями «сморчок» и «строчок», которые в народе не различаются и вместе называются сморчками, или с огромной группой грибов, называемых «поганками»? Руководствуясь указанным замечанием, так и надо оставить «сморчки», «поганки», не правда ли!

«Для четырех видов Б. П. Васильков дает русские названия иные, чем в его же книге о съедобных грибах, изданной в 1948 г.» — Это сделано вполне сознательно. В некоторых случаях необходимо так поступать в целях улучшения русской ботанической номенклатуры.

Моему критику должно быть известно, что правила приоритета в русской ботанической номенклатуре еще не применяются и всякие обоснованные улучшения названий вполне оправданы. К сожалению, отведенный мне листаж не позволяет подробнее остановиться на этом вопросе.

Терминология. Стр. 3174. По мнению Васильевой, название книги «Грибы» «дезориентирует читателя. Книжке следовало бы дать более точное название, соответствующее ее весьма ограниченному содержанию. . .». — Но «грибами» у подавляющей части населения называют именно только шляпочные грибы, и можно быть уверенным, что такое название никого не могло сбить с толку, тем более, что в самом начале книги разъяснено значение слова «грибы» в обычном народном и в научном смысле. Кстати, аналогичные издания так сокращенно озаглавливают и зарубежные авторы, притом даже издания не столь популярные, как наше. Например: «Nouvel atlas des champignons» (Romagnesi, 1956), «Naše houby» (Pilát, 1952, 1959), которые посвящены одним только шляпочным грибам, притом в узком смысле, хотя слова «champignons» и «houby», как и у нас, обозначают «грибы» и в обще-научном значении. А наша славная «Флора СССР»? В соответствии с замечанием критика она названа тоже неправильно. При таком заглавии она должна включать в себя и флору споровых растений. Однако этого нет и никого это не «дезориентирует».

«Головня и ржавчина — замечает критик — не грибы, а болезни растений». — Но это не совсем так. Ржавчиной часто называют и болезнь и возбудителя болезни. Во «Флоре споровых растений» в т. IV (В. Ф. Купревич и В. Г. Траншель, 1957 : 362), посвященном специально ржавчинным грибам, описывается, например, вид *Melampsora magnusiana*, названный по-русски «Ржавчина Магнуса». И ведь никому не придет мысль, что здесь речь идет о болезни известного миколога Магнуса, а не о возбудителе болезни, поражающем тополи. Другой пример. В книге А. С. Бондарцева (1931 : 216) «Болезни культурных растений и меры борьбы с ними» написано: «Ячменная или карликовая ржавчина — *Puccinia simplex* Erix. et Henn».

Здесь тоже совершенно ясно видно, что «ржавчиной» назван возбудитель, а вместе с тем в описании гриба указаны и признаки болезни. Третий пример — спорынья — всюду и всегда так называется и болезнь, и ее возбудитель.

Стр. 1376. В описании дубовика в книге сказано: «Трубчатый слой . . . вскоре становится ярко красным», на что критик возражает: «Не трубочки, а только их устья ярко-красные. . .». — Однако устья — выходные отверстия (см. Толковый словарь русского языка под ред. Д. Н. Ушакова, 1940) или, как чаще их называют специалисты — поры, которые не могут иметь окраски вообще. Окрашены не устья, а края трубочек, они и обусловливают окраску поверхности трубчатого слоя.

Практическое использование грибов. Стр. 1375. Критик сетует, почему в книге не отмечено, что «маринованные грибы хороши . . . для добавления . . . в вегетарианские супы». — Может быть, кто-нибудь и варит вегетарианские супы с маринованными грибами, но я, признаться, таких супов не пробовал и ни от кого не слыхал о них. Может быть это новое достижение кулинарии!

Стр. 1376. «Не указана возможность хранения свежих грибов в виде полуфабриката», в качестве которого приведены . . . свареные («тушеные») грибы, вторично прокипяченые на следующий день. — Но, это, конечно, не «полуфабрикат» не говоря уже о том, что грибов всегда рекомендуется варить лишь столько, чтобы съесть их в тот же день.

Стр. 1378. Васильева недоумевает, почему дикорастущий шампиньон отнесен мною к 3-й категории ценности, тогда как, по ее мнению, это «первосортный гриб, не уступающий по вкусовым качествам белому грибу». — В данном случае следует пореко-

мендовать Васильевой справиться о ценах на белый гриб и на дикорастущий шампиньон, чтобы все стало ясным для нее.

«Весь раздел «Грибные блюда» написан неудачно, без достаточного знания дела» — пишет критик. — В ответ могу только сказать, что весь он выписан из русских поваренных книг и соответствует тому, как поступают многие люди в этих случаях и как поступаю я сам.

Подбор видов грибов. Стр. 1377. Рецензент отмечает, что подбор видов съедобных грибов в альбоме неудачен.

1) Не следовало помещать такие млечники, как *Lactarius helvus*, *L. vietus*, *L. subdulcis*, вместо них лучше взять *L. zonarius*, «который местами растет массами». — Но 3 помещенных вида очень широко распространены у нас, часто встречаются, нередко обильны и, наконец, по поводу их чаще всего поступают запросы от сборщиков-любителей относительно возможности использования в пищу. Что касается *L. zonarius*, то я никогда не встречал его растущим «массами», и он никогда не попадался в заготовках. 2) Помещены сыроежки *Russula virescens*, *R. sardonia*, *R. emetica*, а нет *R. cyanoxantha*, *R. xerampelina*, *R. alutacea*. — Так сделано потому, что первая сыроежка очень мясистая, не едкая на вкус, широко распространенная; вторая — очень красивая по окраске: третья — очень едкая на вкус, о которой в книгах часто писали, что она ядовита и предостерегали от использования, однако при заготовке посолом становится такой же съедобной, как и другие. Что касается трех предлагаемых критиком видов сыроежек, то они тоже распространены, но сходные с ними по пищевым качествам в альбоме уже представлены: *R. virescens*, *R. paludosa* и *R. flava*. Наконец, строжайший лимит листажа альбома никак не позволял добавить еще ни одного вида, даже более или менее «хорошего» с пищевой точки зрения, не говоря уже о таком, как предлагаемые Васильевой трутовиковый гриб — *Laetiporus sulphureus* и другие, которых у нас, в обычных условиях, никто не собирает и в пищу не употребляет, о чем, кстати сказать, и сожалеть не приходится.

По поводу ядовитых грибов в альбоме критик сетует, что не помещены некоторые виды из рода *Inocybe*, в частности, *I. fastigiata*, который «могут собрать неопытные сборщики» и «который в несколько раз токсичнее красного мухомора». — Неопытные сборщики могут собрать что угодно, об этом я могу судить по своей работе в судебно-медицинской и санитарно-гигиенической экспертизе, но за все время данной работы мне ни разу не приходилось констатировать видов рода *Inocybe*, этих, обычно очень мелких, тонкомясистых, часто одиночных грибов. Известно, что среди *Inocybe* имеются ядовитые, но что касается *I. fastigiata*, то степень его ядовитости не установлена и говорить, что он «в несколько раз токсичнее красного мухомора» нельзя, для этого нет соответствующих данных. Наконец, приходится повторить еще раз, что при большем объеме альбома можно было бы привести и большее число видов ядовитых грибов.

Оформление и подготовка к печати. Стр. 1378. «Рисунки хорошо исполнены художником и в большинстве случаев неплохо напечатаны. Однако во многих случаях они недостаточно полны, иногда не типичны или даже прямо неверны, за что уже должен отвечать автор книжки». Далее идут перечисления: у двух видов груздей неправильно показан лиловый край пластинок, у третьего вида груздя розовые пластинки, у сыроежки голубая ножка и т. д. — Совершенно непонятно, почему критик решил предъявлять претензии по поводу голубой ножки у сыроежки и лиловых пластинок у груздей автору книги, а не полиграфистам. Ведь грибы в ней не только изображены, но и описаны, а в описаниях сказано, что и ножка и пластинки у всех данных видов белые.

«Приходится с прискорбием констатировать, что рецензируемая книжка. . . могла быть значительно лучше, если бы она готовилась к печати не изолированно от микологической общественности, имеющиеся в книжке Б. П. Василькова многочисленные дефекты объясняются тем, что рукопись перед сдачей не была представлена автором для надлежащего просмотра со стороны специалистов; сам же он не смог подготовить рукопись в должном виде». — Но, во-первых, что значит готовить книгу к печати «не изолированно от микологической общественности». Я думаю, что подготовку работы к печати ведет автор, а затем издательство. Затруднять этим «микологическую общественность» и тем более перекладывать ответственность за издание на нее я считаю нелепым. Ведь, если поэт писал плохие стихи или рецензент плохую рецензию то в ответе всегда они, а не общественность. Во-вторых, критик голословно утверждает, что рукопись не была представлена для просмотра специалистам. Она была просмотрена и притом лицами, которым издательство и автор вполне доверяют в отношении их компетентности.

Нельзя конечно сказать, что решительно все критические замечания Васильевой ошибочны. С некоторыми можно согласиться; так, например, в книге не совсем удачно выражение о неусваивании углерода грибами; у масленика зернистого выделение капель жидкости на нижней стороне шляпки действительно наблюдается гораздо реже, чем у масленика позднего. Но таких верных критических замечаний в рецензии очень немного; они касаются мелочей, о которых не стоило бы писать, и они тонут в массе ошибочных указаний.

Заключение. Стр. 1379. В заключение критик пишет: «книжки подобные рецензируемой, во всяком случае, не поднимают авторитета нашей биологичекой науки, мало помогают широкому кругу читателей и не способствуют лучшему освоению огромных сырьевых ресурсов нашей страны». — На это замечание я, как автор книги, ответить не могу. Это целиком относится к компетенции читателей, но в заключение своего ответа я должен сказать следующее.

Книга-альбом «Грибы» была издана стотысячным тиражем и очень скоро была распродана. Весьма возможно, что потребуется ее второе издание. Тут бы и пригодилась хорошая критика, чтобы внести улучшения в него. Но что можно почерпнуть полезного из рассмотренной пространной рецензии Васильевой? Почти ничего. А раз так, то и всю рецензию приходится считать бесполезной; учитывая же, что она была опубликована в «Ботаническом журнале», в котором для советских ботаников дорога каждая строка, приходится сожалеть о ее опубликовании, тем более, что допущенными в рецензии ошибками и произвольным толкованием фактов она может принести определенный вред, неправильно ориентируя недостаточно опытных читателей.

Б. П. Васильков.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

(Получено 24 XI 1960).

Ján Futák, Karol Domin, Bibliografia k Flóre ČSSR. Slovenská Akademia Vied. Bratislava. 1960 : 1—883. — **Ян Футак, Карл Домин.** Библиография к флоре ЧССР (1960)

Секция биологических и лекарственных наук Словацкой Академии наук (САН) издала на словацком языке капитальный труд (883 стр. мелким шрифтом) — Библиографию к флоре Чехословацкой Социалистической Республики (ЧССР). Авторы — работы — известный словацкий ботаник доц., докт. Я. Футак и ныне покойный ботаник с мировым именем — проф. Домин. Научные рецензенты монографии — докт. Я. Михалко и докт. Ружичка. Библиография, содержащая опубликованные работы от начала XVI столетия вплоть до 1952 г., представляет большой интерес не только для ученых ЧССР, но также и для исследователей флоры и растительности многих зарубежных стран, в том числе и для советских ботаников.

До издания рецензируемой библиографии имелось лишь несколько работ, охватывающих ботаническую библиографию небольших территорий ЧССР (Dostal, 1931; Gombócz, 1936, 1939; Soó, 1943; Pohl, 1943). Авторы данной книги осуществили первую попытку собрать библиографический материал по всей ЧССР. Их заслугой является также включение в библиографическую монографию работ ученых польских, венгерских, немецких, австрийских, советских и других, имеющих значение для флористических и геоботанических исследований ЧССР.

Проф. Домин собирал в течение длительного периода библиографический материал как по дикой, так и по культурной флоре и растительности. Однако преждевременная кончина воспрепятствовала подготовить к печати и издать собранный им материал. Аналогичную работу по сбору библиографических сведений по высшим растениям осуществлял с начала 1943 г. Я. Футак, которому и было поручено САН подготовить этот капитальный труд к печати. Футак провел специальные библиографические исследования в Праге, Братиславе, Будапеште, Кракове, что позволило ему в значительной мере пополнить собранные материалы и ликвидировать имевшиеся пробелы. Для составления библиографии по отдельным разделам были привлечены также лучшие специалисты Чехии и Словакии.

Структура рецензируемого библиографического справочника оригинальна и очень удачна. Полагая, что она представляет интерес и для наших библиографов, вкратце остановимся на ней.

Вначале изложен список работ (стр. 27—677) в алфавитном порядке по фамилиям авторов, причем труды одного и того же автора следуют в хронологическом порядке; анонимные работы включены под названием Anonymus.

Затем следует предметный регистр (стр. 681—865), в котором опубликованные работы сгруппированы в большинстве случаев по названию, или же даны аннотации (в 6 главах). Ограниченное время все же позволило авторам познакомиться лично со всеми работами для составления более подробного регистра по содержанию работы.

В главе А (Разное) (стр. 684—703) включено шестнадцать разделов (обработанных П. Томшовицем, Й. Досталом и В. Скалицким), а именно: библиография; литература долиннеевского периода и работы о трудах, опубликованных до Линнея; история ботаники; учебники; научные общества; жизнеописания; съезды; гербарии и коллек-

ции; этноботаника; морфология и анатомия; биология; генетика и селекция; охрана природы и др. Этот раздел позволяет быстро ориентироваться в литературе, посвященной различным разделам ботаники и сопредельных наук.

Глава В (стр. 705—792) содержит список таксонов. После каждого таксона указаны автор, давший в своей работе таксон, и год издания работы. Виды, таксоны сгруппированы по тем названиям, которые были употреблены Й. Досталом в его определителе к полной флоре ЧССР (изд. 1. Прага, 1954). Иногда оставлялось и более древнее название таксонов, употребленное тем или иным автором.

Этот список позволяет научному работнику сразу обратиться к первоописанию изучаемого вида.

Очень хорошо разработана глава С (Геоботаника) (Я. Моравец, С. Гейный, М. Гусова), содержащая следующие разделы: I. Геоботаника вообще, методика; II. Экология; III. Фитоценология. Каждый из этих разделов содержит подразделы. Так, например, раздел фитоценологии содержит подразделы: леса, луга и пастбища, нелесные ксеротермные сообщества, высокогорные сообщества и др.

Также подробно приведен библиографический список в главе D (Фитогеография) (стр. 797—832), Я. Скалицкий, Ф. Младый, Я. Футак). Сюда включены такие разделы, как: I — работы общего характера, II — флорогенез и палеоботаника, III — крупные пространственные единицы, геоботанические районы по государствам. Последний раздел представляет для советских ботаников особый интерес, так как в его подразделах приводится литература по Средней Европе вообще, Чехословакии и сопредельным территориям Германии, Польше и другим странам. Литература по Карпатам дана отдельно для Восточных Карпат, Западных Карпат и Закарпатской Украины.

Глава Е (полезные растения), составленная Футаком, состоит из восьми разделов (I — работы общего характера, II — история и происхождение культурных растений, III — фитопатология, IV — сорняки, адвентивные и одичавшие растения, V — выращивание и размножение, VI — селекция, VII — лесоводство и VIII — сельское хозяйство). Последние два раздела расчленены более подробно с учетом наиболее важных отраслей лесного и сельского хозяйства. В разделе «Лесоводство» включены подразделы: общего характера, по истории леса и лесоводства, по разведению леса и охране леса. Раздел сельского хозяйства содержит подразделы: по истории сельского хозяйства, пищевым продуктам (в разрезе 10 групп), по медоносным и пыльценосным растениям, кормовым растениям, техническим (5 групп), декоративным (3 группы) и лекарственным (3 группы).

В главе F дан список авторов, фамилии которых в работах приводятся на втором или последующих местах.

К библиографии приложена карта фитогеографического деления ЧССР.

Из недостатков работы следует отметить тот факт, что не все советские исследования нашли в библиографии свое отражение. Кстати сказать, и сам автор Футак во вступлении обращается к широким кругам ботанической общественности с просьбой дополнить его работу путем присылки отсутствующих данных.

Можно не сомневаться в том, что большой коллективный труд чешских и словацких ботаников явится ценным научным пособием, к которому часто будут обращаться естествоиспытатели разных стран.

Библиография «Флоры ЧССР» является также важным ботанико-историческим документом, охватывающим литературу о природе ЧССР, опубликованную в течение пяти столетий. Для советских и других библиографов она послужит ценным пособием, из которого можно почерпнуть в порядке обмена опытом много полезного.

С. М. Стойко.

Львовский лесотехнический институт.

(Получено 1 II 1961).

Siro Kitamura. Flora of Afghanistan. Results of the Kyoto University Scientific Expedition to the Karakorum and Hindukush, 1955, v. II. Kyoto University, (1960): 1—486, fig. 1—105, cum 2 ic. color. (**Сиро Китамура.** Флора Афганистана. Труды Каракорумской и Гиндукушской научной экспедиции Университета в Киото, 1955. т. II. 1960).

«Флора Афганистана» является одним из трудов Японской Каракорумско-Гиндукушской экспедиции 1955 г., работавшей под общим руководством докт. Х. Кихара (Hitoshi Kihara), директора Национального института генетики. Каракумский отряд экспедиции возглавлял профессор антропологии Университета в Киото докт. К. Иманиши (Kinji Imanishi), Гиндукушский отряд (более интересующий нас в данном случае) возглавлял сам Кихара. В Гиндукушском отряде работали известные ботаники: профессор Университета в Киото С. Китамура (Siro Kitamura) и специалист по культурным растениям и генетик докт. Косуке Ямашита (Kosuke Yamashita).

Автором рассматриваемого труда является Китамура. «Флора Афганистана» состоит из следующих разделов: 1) введение (стр. 1—6); 2) ботанико-географическое районирование Афганистана (стр. 7—18); 3) конспект флоры Афганистана (стр. 19—453); 4) литература и указатели.

Во введении автор излагает краткий, но довольно обстоятельный обзор истории ботанических исследований в Афганистане, начиная с путешествия Гриффита (W. A. Griffith, 1839—1840 гг.) и кончая работой большой датской ботанической экспедиции 1948—1949 гг. и поездками Нейбауера (H. F. Neubauer, 1948—1951 гг.) и Фолька (O. H. Volk, 1950—1953 гг.). Последние экспедиции собрали огромный гербарий в Афганистане (около 11 000 листов), обрабатываемой докт. Рехингером (K. H. Rechinger, Вена) с сотрудниками, уже опубликовавшим серию выпусков под общим названием «Symbolae Afghanicae». Отмечено участие в изучении растительного мира Афганистана русских ботаников: Ал. А. Бунге (1839—1840 гг.), Н. И. Вавилова и Д. Д. Букинича (1924, 1926—1927 гг.). Более подробные сведения приведены об экспедициях японских ботаников в 1952 и 1954 гг. и в особенности о крупной экспедиции 1955 года.

Во втором разделе автор дает краткий очерк физико-географических условий Афганистана и карту (схематическую) ботанико-географических районов этой страны.

Третьим разделом труда Китамуры является конспект флоры Афганистана, выдержанный от начала до конца в одном плане и изложенный по системе Энглера. Однако эта система использована Китамура только для расположения семейств, в пределах же каждого семейства имеется перечень видов, расположенных в алфавитном порядке латинских названий. После видового названия следует цитата первоописания, далее цитируются основные источники, в которых приводятся те или иные сведения о данном виде. При этом сравнительно широко использована русская ботаническая литература (в частности, «Флора СССР», Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, серия «Флора и Систематика», и др.). Цитаты даны довольно точно, но имеются отдельные ошибки — так, например, при видах р. *Cuscuta* цитируется Ю. С. Григорьев, в то время как этот род обработан для Флоры СССР А. Я. Бутковым. Всюду имеются ссылки на рисунки, в частности, помещенные во Флоре СССР.

Отметим здесь, что в работе Китамуры приводятся латинские диагнозы 69 видов афганской флоры, открытых и описанных японскими флористами (в том числе 10 видов рода *Astragalus*, 4 вида *Euphorbia*, 3 вида *Campanula*, 2 вида *Cicer*, 2 вида *Hedysarum*, 2 вида *Nepeta*, 2 вида *Scorzonera* и проч.). Почти все они были ранее опубликованы авторами, описавшими эти виды в «Acta Phytotaxonomica et Geobotanica», но Китамура счел полезным повторить эти диагнозы во «Флоре Афганистана».

К сожалению, нередки ошибки в указаниях географического распространения отдельных видов. Так, в ряде случаев «Transcaspia» фигурирует на равных правах с «Turkestan», (см. стр. 317, 318 и др.), районы флоры СССР причислены к Афганистану («Afghanistan: Kyzyl-Kum, Kara-Kum, Aralo-Kasp, стр. 186), и т. д.

Полностью отсутствуют сведения о местообитаниях и экологии видов.

Китамура насчитывает в составе Флоры Афганистана 2680 видов. Наиболее крупными семействами являются: *Compositae* (432 вида), *Leguminosae* (346), *Cruciferae* (188), *Labiatae* (160) и *Gramineae* (165 видов). Эндемизм афганской флоры преимущественно видовой, число эндемичных родов незначительно. Следует отметить, что приведенной выше цифрой видовой состав флоры Афганистана безусловно не исчерпывается и Китамура дает преуменьшенное количество видов. Это произошло по следующим причинам: 1) осталась мало охваченной как японскими, так и другими ботаническими экспедициями столь своеобразная и значительная часть территории Афганистана, как Афганский Бадахшан, откуда можно ожидать не одну сотню видов, дополняющих данные Китамуры; 2) Китамура является скорее сторонником «крупных видов», что не всегда можно считать оправданным фактическим материалом. Некоторые из таких «крупных видов», приводимых у Китамуры, должны быть расчленены на ряд более «мелких» естественных видовых единиц; 3) в работе Китамуры имеются всегда свойственные подобного рода крупным сводкам пропуски. При восполнении труда Китамуры в указанных направлениях общее число видов флоры Афганистана, по-видимому, возрастет до 3000—3200 видов, а возможно, и более.

Остановимся на некоторых частных замечаниях, относящихся к рассматриваемому труду Китамуры. Выше нами было отмечено, что некоторые виды понимаются Китамурой широко. Так, например, под названием *Malcolmia africana* (L.) R. Br. Китамура объединяет *M. intermedia* C. A. M. и даже *M. trichocarpa* Boiss. et Buhse; последний вид во всяком случае должен трактоваться как самостоятельный. Виды *Cotoneaster hissarica* Pojark., *C. suavis* Pojark. и даже *C. nummularioides* Pojark. отнесены Китамура к *C. racemiflora* (Desf.) K. Koch и фигурируют в качестве синонимов последнего. *Crambe kotschyana* Boiss. рассматривается автором в качестве разновидности *C. cordifolia* Stev., а *Vitis sylvestris* Gmelin мы находим в числе синонимов *V. vinifera* L.

В книге Китамуры мы находим и еще целый ряд аналогичных построений, с которыми мы согласиться не можем. Что касается пропущенных во «Флоре Афганистана» видов, то к числу их относятся, например, *Acer turkestanicum* Pax, произрастающий в пограничной полосе в Афганском Бадахшане, *Ulmus densa* Litv., виды дикорастущих груш (типа *Pyrus regelii* Rehd. и *P. korshinskyi* Litv.), образцы которых, собранные Букиничем (сотрудником экспедиции Н. И. Вавилова), хранятся в Гербарии БИН АН СССР, и ряд других видов. Точное число пропущенных видов может быть, конечно, выявлено только при кропотливом сравнении «Флоры Афганистана» с литературными источниками и гербарным материалом, находящимся в Ленинграде, Сталинабаде, Ташкенте, Ашхабаде и других городах.

Очень интересны указания во «Флоре Афганистана» на нахождение следующих видов: *Cephalorrhizum oopodum* на северном склоне Гиндукуша между Хайбаком и Пуликхумри, *Pinus brutia* (культивируется в ряде городов и населенных пунктов Афганистана), *Malacocarpus crithmifolius* (к северо-западу от Кабула), отсутствие в Афганистане типичного *Juglans regia* (по Китамура, там встречается только *J. regia* ssp. *fallax* и *J. regia* ssp. *kumaonica*), нахождение в Афганистане *Corylus colurna*, *Viscum album*, *Cotinus coggygria* и многих других растений, отсутствующих на территории советской Средней Азии. Имеются и обратные удивительные примеры: отсутствие в Афганистане таких широко распространенных у нас в Памиро-Алае растений, как *Rhus coriaria*, *Amygdalus spinosissima*, *Cerasus erythrocarpa*, *Artemisia baldzhuanica*, *Koelpinia macrantha* и многих других. В списке литературы Китамура приводит 25 названий, в том числе несколько работ русских ботаников — И. А. Линчевского и Н. А. Прозоровского (1949 г.), Н. И. Вавилова и Д. Букинича (1929 г.), Н. Ф. Гончарова (1937 г.) и др.

Работа Китамуры имеет большое значение для Афганистана, поскольку впервые флора этой страны представлена во всей широте в едином, хорошо подготовленном, богато иллюстрированном издании. Не меньший интерес представляет этот труд выдающегося японского флориста и для ботаников Советского Союза, в особенности для республик Средней Азии и Кавказа, растительный мир которых во многих случаях является родственным с растительным миром Афганистана. Труд Китамуры, как уже было сказано выше, нуждается в углубленном критическом просмотре, дополнениях, уточнениях и т. д. Тем не менее он и сейчас с успехом может быть использован для изучения ботанико-географических закономерностей в распределении растений на значительной части Евразиатского континента и для освещения вопросов генезиса флоры.

Крайне желательно издание «Флоры Афганистана» Китамуры в СССР в переводе на русский язык или даже в виде фотокопии с оригинала.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 I 1961).

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ КОНСТАНТИНА СЕРГЕЕВИЧА АФАНАСЬЕВА
(30 V 1905 — 21 VII 1960)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР (БИН), и особенно его отдел систематики и ботанической географии, понесли большую потерю в лице безвременно скончавшегося в Ленинграде 21 июля 1960 г. в расцвете сил старшего научного сотрудника Константина Сергеевича Афанасьева.

Скромный труженик, органически не терпевший карьеризма, ученый, обладавший серьезной суммой знаний, осторожный и несколько медлительный в научных выводах, прекрасный человек и хороший товарищ, одаренный свойством тонкого юмора, умевший острым, как бритва, словом парировать любое проявление фальши, лицемерия и зазнайства — таким рисуется в памяти всех, знавших Константина Сергеевича, его светлый образ.

Биография К. С. Афанасьева не сложна. Он родился 30 мая (ст. стиля) 1905 г. в г. Холме Псковской губернии в семье врача. В 1930 г. окончил Биологическое отделение физико-математического факультета Ленинградского университета. Еще со студенческих лет К. С. начал вести геоботанические и флористические исследования: в 1927—1928 гг. он участвовал в Череповецкой экспедиции Ленинградского сельскохозяйственного института, в 1928 г. — в Каракалпакской экспедиции Наркомзема Казахстана; в 1929—1931 гг. — в Башкирской экспедиции Академии наук СССР.

По окончании Университета К. С. снова (в 1932 г.) работал в Каракалпакии, в песках Кзыл-кумы и на останцовых возвышенностях, раскинутых среди песчаной пустыни. Результатом этих геоботанических и флористических исследований Каракалпакии, тогда ботанически мало изученной, явились две публикации: «Геоботанические районы северной части Каракалпакских Кызыл-Кумов» (1936) и «Растительные группировки Каракалпакских Кызыл-кумов» (1936; работа написана совместно с А. С. Порецким и Ф. Н. Русановым).

В 1933—1945 гг. К. С. работал сначала в секторе ботаники Таджикской базы АН СССР, позднее в Ботаническом институте Таджикистанского филиала АН СССР. Вместе с коллективом энергичных молодых ботаников, работавших в Таджикистане, — Н. Ф. Гончаровым, Ф. Л. Запрягаевым, И. А. Линчевским, П. Н. Овчинниковым и др., Константин Сергеевич явился одним из пионеров ботанической науки в этой республике. Упомянутые ботаники создали солидную исследовательскую базу в республике (ботанический институт, гербарий, библиотеку, филиалы института), воспитали многочисленные национальные кадры ботаников, провели обширные геоботанические и флористические исследования, уделив пристальное внимание растительным ресурсам и кормовому фонду Таджикистана.

К. С. Афанасьев изучал: в 1933 г. Тавильдаринский район; в 1934-м западную часть Туркестанского хребта; в 1935-м юго-западную часть Горно-Бадахшанской области; в 1936-м Западный Каратегин; в 1937-м центральную и восточную части Туркестанского хребта; в 1938-м Гармский район; в 1939-м Ромитский район; в 1940-м Туркестанский хребет в Ляйлякском районе Киргизской ССР; в 1942 г. работал в Сталинабадской области; в 1943-м в Гармской области им были собраны обширные ботанические коллекции, весьма обогатившие гербарии Ботанических институтов Академии наук СССР в Ленинграде и Академии наук Таджикской ССР в Сталинабаде, где они и хранятся.

В результате трехкратного посещения и детального геоботанического исследования К. С. Туркестанского хребта была написана обширная (изданная позднее, в 1956 г.) монография «Растительность Туркестанского хребта в пределах Таджикистана и Киргизии». Она послужила темой диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук, которую К. С. защитил 12 апреля 1945 г. в БИНе.

В Туркестанском хребте К. С. открыл тау-сагыз, который описал как новый вид — *Scorzonera kirghizorum*. Эта замечательная находка имела большое научное и в то же время промышленное значение, с введением растения в культуру она расши-

рила ареал этого знаменитого каучуконоса, что было крайне ценно в те годы для развивающейся каучуковой промышленности. Вначале считалось, что тау-сагыз ограничен в своем распространении лишь хребтом Сырдарьинским Каратау и является узким эндемом. Впоследствии, по следам К. С. Афанасьева, тау-сагыз был обнаружен еще и в пределах Узбекистана. В Таджикистане К. С. занимался изучением растительных ресурсов республики — кормовыми, лекарственными (им составлена оставшаяся в рукописи сводка «Лекарственные растения Таджикистана») и инсектисидными растениями.

К. С. принимал участие в составлении «Флоры Таджикистана», для пятого тома ее, посвященного семейству *Leguminosae*, он обработал трудные роды *Trigonella* и *Medicago*, а также (совместно с Н. Ф. Гончаровым) написал очерк хозяйственного значения дикорастущих бобовых Таджикистана.

С 1 апреля 1945 г. по день своей смерти К. С. Афанасьев состоял сначала младшим, а с 1 октября 1945 г. — старшим научным сотрудником БИНа. Здесь на плечи К. С. легла большая, трудоемкая, ответственная, хотя и мало заметная для окружающих, работа по заведыванию дублетным гербарием — основным источником пополнения новыми, главным образом зарубежными, материалами нашего богатейшего травохранилища. К. С. отдал много сил и труда приведению в надлежащий порядок дублетного гербария, его расширению как главной базы обмена сухими растениями с союзными и зарубежными научными учреждениями. Нелегкий труд по отбору, этикетажу, рассылке дублетов по СССР и за границу в обмен на ценнейшие образцы, не представленные или плохо представленные в нашей основной коллекции, — такова исключительно важная деятельность К. С. на этом поприще.

Несмотря на большую загрузку обменными операциями по гербарию, К. С. принимал участие и в составлении «Флоры СССР». Им обработаны мелкие роды сем. *Lythraceae* (1949 г.), а для 26-го тома этого капитального издания — род *Achillea* (обработка вскоре появится в очередном томе «Флоры»). Кроме того, он обработал для «Флоры Туркмении» род *Achillea* (опубликовано в 1960 г., работа вышла посмертно).

К. С. опубликовал описания нескольких новых видов растений из различных семейств, например *Haplophyllum monadelphum*, *Delphinium rotundifolium*, *Phlomis dszumrutensis*, новые виды *Achillea*.

На базе БИНа в Отрадном и в некоторых других пунктах, К. С. в течение ряда лет проводил успешные опыты акклиматизации водяного риса — *Zizania latifolia*, перспективного кормового растения.

С большой энергией К. С. продолжал издание эксикат эталонного «Гербария флоры СССР». Афанасьев состоял ответственным секретарем сопровождающего гербарий издания «Список растений Гербария Флоры СССР». Вместе с Б. К. Шишкиным он подготовил и редактировал рукописи XII—XIV выпусков этого издания. Ему удалось привлечь к сбору материалов новых участников, собравших многочисленные и ценные гербарные образцы с отдаленных территорий, например М. Г. Попова (Байкал и Забайкалье); А. И. Толмачева (Сахалин); В. В. Никитина (Туркмения); В. П. Голоскокова (Джунгарский Алатау), и других.

Корректуру этого ответственного издания К. С. вел лично, скрупулезно устраняя все мелкие погрешности и ошибки. Как известно, наряду с другими дублетными материалами эксикаты «Гербария Флоры СССР» являются основными для обмена. В количестве 50 гербарных листов каждого выпуска они рассылаются в обмен по Советскому Союзу и за границу и высоко ценятся ботаниками многих стран мира. Распределение материала эксикат (обеспечивающее идентичность рассылаемых образцов), подготовка и рассылка их тоже лежали на обязанностях К. С. и отнимали у него массу времени. К. С. проводил эту работу на высоком уровне, понимая, что эта работа обеспечивает дальнейший рост и упрочивает научный авторитет нашего Гербария.

Своими вкладами, внесенными в ботанику и в развитие гербарного дела, К. С. Афанасьев заслужил себе светлую память и признательность всех знавших его ботаников нашей страны.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ К. С. АФАНАСЬЕВА

1934

[Совместно с Н. Ф. Гончаровым и П. Н. Овчинниковым]. Растительность центральной части Гиссарского хребта. В кн.: Экспедиции Академии наук СССР 1933 года : 128—139.

1935

[Совместно с Н. Ф. Гончаровым и П. Н. Овчинниковым]. Геоботанические исследования в Западном Дарвазе. Сов. бот., 4 : 97.

1936

Геоботанические районы северной части Каракалпакских Кзыл-Кумов. Тр. Совета по изуч. производит. сил АН СССР, сер. Каракалпакская, 4 : 327—353.

[Совместно с П. Н. Овчинниковым]. Естественные ресурсы Западного Памира. Тезисы. Конференция по сельскохозяйственному освоению Памира. Л., 3 стр.

[Совместно с А. С. Порецким и Ф. Н. Русановым]. Растительные группировки Каракалпакских Кзыл-Кумов. Тр. Совета по изуч. производит. сил АН СССР, сер. Каракалпакская, 4 : 9—210, илл.

Род *Gentiana*. В кн.: Флора Юго-Востока европейской части СССР, 6 : 47—49.

1937

Род *Medicago* L. В кн.: Флора Таджикистана, 5 : 182—195, табл. 12—13.

[Совместно с Н. Ф. Гончаровым]. Род *Trigonella* L. В кн.: Флора Таджикистана, 5 : 155—182; 652—654, табл. 7—11, 1 табл. карт.

[Совместно с Н. Ф. Гончаровым]. Хозяйственное значение дикорастущих бобовых Таджикистана. В кн.: Флора Таджикистана, 5 : 95—120.

1938

Новый эффективный каучуконос из Памиро-Алая. ДАН СССР, XVIII, 7 : 479—482.

Очерк растительности Гармского и смежных частей Ромитского, Комсомолабадского и Тавильдаринского районов Таджикистана. Тр. Таджикистанск. базы АН СССР, Ботаника, VIII : 163—217, 1 л. карт.

Тау-сагыз в Туркестанском хребте. Тр. Таджикистанск. базы АН СССР, Ботаника, VIII : 469—478, 1 рис.

1940

Новый вид рода *Delphinium* из западного Памиро-Алая. Бот. матер. Гербар. Бот. инст. АН СССР, VIII, 7 : 108—110, 1 рис. [*Delphinium rotundifolium* Afan.].

Новый вид рода *Phlomis* из Туркестанского хребта. Бот матер. Гербар. Бот. инст. АН СССР, VIII, 7 : 110—111, 1 рис. [*Phlomis dszumrutensis* Afan.].

1941

[Совместно с Е. А. Варивцевой]. Кормовые ресурсы высокогорий юго-западной Киргизии. В кн.: Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук Академии наук СССР за 1940 г., М.—Л. : 419.

1944

Thermopsis dolichocarpa V. Nik. — новое лекарственное и инсектисидное растение. Изв. Таджикск. фил. АН СССР, 3 : 33—35.

1949

Asparagus turkestanicus M. Pop. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XI : 95, № 3376.

Incarvillea olgae Rgl. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XI : 161, № 3490.

Patrinia sibirica (L.) Juss. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XI : 161—162, № 3491 *а*, *в*.

Новый вид рода *Haplophyllum* из Туркестанского хребта. Бот. матер. Гербар. Бот. инст. АН СССР, XI : 125—126 [*Haplophyllum monadelphum* Aphan.].

Род *Ammania* L. Флора СССР, XV : 527—532.

Род *Peplis* L. Флора СССР, XV : 532—535.

Род *Middendorfia* Trautv. Флора СССР, XV : 535—536.

Род *Rotala* L. Флора СССР, XV : 526—527.

Характеристика семейства *Lythraceae* и ключ определения родов. Флора СССР, XV : 525.

1952

Людвигия мелкоцветная — новое растение для СССР. Изв. АН Таджикск. ССР, Отд. естеств. наук, 1 : 81—82.

1953

Aldrovanda vesiculosa L. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XII : 117, № 3706.

Ammania arenaria H. B. et K. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XII : 132, № 3731.

Заметка об *Achillea santolina* L. в СССР. Бот. матер. Гербар. Бот. инст. АН СССР XV : 395—398.

Новое местонахождение *Aldrovanda vesiculosa* L. в СССР. Бот. журн., XXXVIII, 3 : 432—434.

Peplis alternifolia M. B. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XII: 132—133, № 3732.

1955

Achillea asiatica Serg. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XIII : 122, № 3984.

Achillea filipendulina Lam. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XIII : 122, № 3985.

Achillea krascheninnikovii Afan. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XIII : 122—123, № 3986.

Achillea setacea W. et K. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XIII : 123, № 3987.

1956

Растительность Туркестанского хребта в пределах Таджикистана и Киргизии. Изд. АН СССР, М.—Л., : 278, 35 рис.

1957

Achillea micranthoides Klok. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XIV : 128, № 4196.

Achillea vermicularis Trin. В кн.: Список растений Гербария Флоры СССР, XIV 128—129, № 4197.

1959

Номенклатурные заметки о некоторых видах рода *Achillea*. Бот. матер. Гербар. Бот. инст. АН СССР, XIX : 360—366, 1 рис.

1960

Заметка о *Zizania latifolia* Turcz. Бот. матер. Гербар. Бот. инст. АН СССР, XX : 45—46.

Род *Achillea* L. Флора Туркмении, VII : 90—93.

С. Ю. Липшиц.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 II 1961).

VOL. XLVI № 8

AUGUST 1961

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 26/VII 1961 г. М-06192. Бумага $70 \times 108^1/_{16}$. Бум. л. $4^7/_8$.
Печ. л. $9^3/_4$=13.36 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.61
Тираж 3040. Зак. 193

1-я тип. Издательства Академии наук СССР, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.